

Zur Kenntnis der Vorgänge im Dottersack der Ringelnatter

INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

RACHEL CWILICH

aus Łódź (Polen)

1953

Basel
Buchdruckerei Birkhäuser AG.
1960

Zur Kenntnis der Vorgänge im Dottersack der Ringelnatter

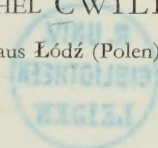
INAUGURALDISSERTATION

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

RACHEL CWILICH

aus Łódź (Polen)



Basel
Buchdruckerei Birkhäuser AG.
1960

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
auf Antrag der Herren Prof. Dr. A. PORTMANN und Dr. H. HEDIGER.

Basel, den 17. Februar 1953

Prof. Dr. P. HUBER
Dekan



Zur Kenntnis der Vorgänge im Dottersack der Ringelnatter

von

RACHEL CWILICH

(Zoologische Anstalt Basel)

Mit 27 Abbildungen

EINLEITUNG

In der Literatur finden wir nur spärliche Angaben über den Dottersack der Reptilien. Sie beschränken sich auf wenige Einzelheiten über Entwicklungsstadien des noch in Furchung begriffenen Keimes und auf einige Beobachtungen am Dottersack in der Zeit um die Eiablage. Etwas mehr Aufmerksamkeit ist dem der Resorption unterliegenden, in der Leibeshöhle des Jungtiers vorhandenen Dottersack gewidmet worden.

Wir versuchen in der vorliegenden Arbeit, kontinuierlich die Änderungen im Dottersack der Ringelnatter zu beobachten und die damit verbundenen Umwandlungen an Serösa und Allantois während der Embryonalperiode zu verfolgen. Es galt zunächst, den für die Ringelnatter ungenügend bekannten Ablauf der extraembryonalen Bildungsvorgänge morphologisch zu erfassen. Wir führten diese Beobachtungen auch am eingezogenen Dottersack in der Postembryonalzeit weiter. Zugleich wurde versucht, durch den histologischen Nachweis einiger wichtiger Substanzen die Kenntnis des Dotterabbaus zu erweitern und so die Möglichkeit des Vergleichs mit den Verhältnissen bei Vögeln zu fördern.

Das Reptilienei ist wegen der einfachen Ausbrütungsmethode und der mühelosen Aufzucht der Jungtiere ein günstiges embryologisches Material. Für die vorliegende Arbeit dienten zum kleinen Teil als Untersuchungsmaterial die im Basler Zoologischen Institut vorhandenen konservierten Objekte, zur Hauptsache aber haben wir frisch gelegte Eier verwendet. Eine Anzahl Eier erhielten wir vom Basler Zoologischen Garten, andere aus privatem Material von Herrn STEMLER-MORATH. Besonders wertvoll waren die Materialien aus dem Schlangenpark im Maggia-Tal (Tessin) und die uns von einer Tierhandlung im Harzgebiet zugesandten frisch gelegten Eier (Solche lassen sich ohne jeglichen Schaden in einer Moospackung versenden).

METHODISCHES

Frisch abgelegte Eier der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix*), der Würfel- (*Tropidonotus tessellatus*) und Aeskulapnatter (*Elaphe longissima*), auch zugesandtes Material, wurden, nur spärlich gereinigt, in eine Vorrichtung zum Ausbrüten gebracht. Die Eischale ist noch weich und durchsichtig, und so ist es oft möglich, die vaskularisierten Eipartien durch die Schale hindurch zu unterscheiden. Die einzelnen Eier werden nach der Eiablage möglichst rasch voneinander getrennt.

Die Ausbrütung erfolgte nach einer seit Jahren im Basler Zoologischen Institut verwendeten Methode. Man giesst etwas Wasser auf den Boden eines glasierten Tongefässes und stellt ein kleines Gefäss zur Stütze einer Glasplatte oder einer Petrischale hinein, auf welche die Eier zum Ausbrüten gelegt werden. Das Tongefäss wird durch einen mit Vaseline abgedichteten Glasdeckel gut verschlossen. Das Ganze bringen wir in einen auf 30° C eingestellten Brutkasten. Einmal am Tage entfernt man die sich am Deckel bildenden Wassertropfen mit einem weichen Lappen und durchlüftet gleichzeitig den Inhalt. Die Jungtiere schlüpfen ca. 30 Tage nach der Eiablage aus. Auf diesen Zeitpunkt hin wird die Eischale etwas weicher. Mit Hilfe des Eizahnes macht das Tier einen bis mehrere scharfe Einschnitte in die Eischale und schlüpft dann aus.

Zur weiteren Beobachtung des Dottersackes nach dem Schlüpfen wurden einige Tiere mit eingezogenem Dottersack am Leben erhalten. Sie wurden in Konservengläser gebracht, deren Boden mit Löschpapier ausgelegt war. Ein weisser, durchsichtiger Stoff, mit Gummibändern befestigt, diente als Verschluss. Ein kleines, in das Konservenglas hineingestelltes Glasgefäss mit Wasser bietet die Möglichkeit zum Baden und Trinken. Das Wasser und das Löschpapier werden von Zeit zu Zeit erneuert. Einige in das Glas gebrachte Stäbchen vervielfachten die Bewegungsmöglichkeiten der Tiere. Als Futter wurden den Nattern mit einer stumpfen Pincette ein- bis zweimal in der Woche Tubifexwürmer verabreicht.

Mit dieser Methode konnten die Tiere mühelos über vier Monate – die Zeit, die zur Beobachtung der Dottersackresorption nötig war – am Leben gehalten werden.

MORPHOLOGISCHE UND HISTOLOGISCHE TECHNIK

Für die Untersuchung des 2–3 × 1,5 cm grossen Eies und für die Darstellung der räumlich ausgedehnten Organe wie des Dotterspaltess mussten Schnitte durch ganze Eier gelegt werden. Wegen des Dotterreichthums der Eier war Celloidineinbettung notwendig. Von den zur Fixierung verwendeten Flüssigkeiten, Formol, SUSA-, ZENKER- und BOUIN-Gemischen erwies sich BOUIN am günstigsten. Das zusätzliche

Vorgehen nach BOLCEK, das eine Entfernung der Pikrinsäure bezweckt, bringt eine gründliche Entwässerung mit sich, die das Eindringen der Einbettungsmittels begünstigt.

Wo es sich um die Erhaltung so ausgedehnter Organe wie des Dotterspalt es handelte, geschah die Fixierung nach Anschneiden der Eischale. Erst nach einigen Stunden Erhärtung wurden zur besseren Fixierung Teile der Eischale entfernt. In den meisten Fällen aber wurde erst vor der Verwendung des 2prozentigen Celloidins die Eischale mehrmals angeschnitten – im allgemeinen 4 längliche Einschnitte um das Ei herum, die den Zutritt der Einbettungsflüssigkeit gewähren. Sehr oft musste vor dem endgültigen Einbetten in 8prozentiges Celloidin die Schale sorgfältig entfernt werden. Die in manchen Fällen vorgenommene Entkalkung erwies sich beim Gebrauch von BOUIN als nicht unbedingt notwendig. Vor dem Verarbeiten bewahrten wir die Objekte möglichst lange in 2prozentigem Celloidin auf. Es zeigte sich als zweckmässig, das Ei im Celloidin mit einer scharfen Rasierklinge in drei Teile zu trennen und diese erst beim Einbetten wieder zu einem Ganzen zusammenzufügen.

Präparate von ausgebreiteten Dottersäcken stellten wir her, indem wir nach den Einschnitten in Schale und Ei den Dottersack in der Kochsalzlösung vom Dotter befreiten und ausbreiteten. Mit Hilfe eines flachen Löffels wurde der Dottersack in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Er muss bereits in der Kochsalzlösung die gewünschte Lage haben, denn die meisten Fixierungsflüssigkeiten bewirken ein rasches Erstarren, so dass Versuche zur Änderung der Lage mit dem Zerschneiden des Objektes enden.

Die Objekte zur Untersuchung der Zellstrukturen und für den Nachweis chemischer Stoffe wurden gewonnen, indem nach der Eröffnung der Eischale Teile des Inhaltes mit einer scharfen Schere rasch entfernt und in entsprechende Fixierungsflüssigkeiten gebracht wurden. Ein ganzes Ei kann trocken freigelegt werden, wenn man kleine Partien der Eischale sorgfältig ablöst, mit der Schere wegschneidet und den Inhalt mit einem stumpfen Instrument, z. B. einer Sonde, abstreift. Auch die Freilegung der dem Dottersack anliegenden Allantois gelingt gut. Zur besseren Lösung des Inhaltes von der Schale lässt man das Ei nach seiner Entfernung aus der wasserdampfgesättigten Atmosphäre des Brutbehälters mit Vorteil einige Stunden an der Luft kollabieren.

Die Lage des Embryos im intakten Ei kann mit Hilfe einer Durchleuchtung bei abgeschirmter Umgebung festgestellt werden.

Präparate des hineingezogenen Dottersackes gewannen wir trocken durch Öffnen des chloroformierten und dekapitierten Tieres. Ein rasches, sorgfältiges Arbeiten ist nötig, da die Eingeweide ziemlich schnell einzutrocknen beginnen, was die Identifizierung des Dottersackes, besonders in stark fortgeschrittenen Abbaustadien, erschwert.

Die histologischen Methoden entsprachen der üblichen Laboratoriumstechnik. Sie werden, wo dies von Bedeutung ist, im Text erwähnt.

Bei den Altersangaben muss man sich der Schwankungen in den Entwicklungsstadien bei den Reptilien bewusst sein. So kann der Zeitpunkt der Eiablage in der gleichen Gegend je nach trockenen oder feuchten Witterungsverhältnissen verschieden sein. Die Zeit der Ausbrütung der Eier hängt von der Temperatur ab. Die Eier des gleichen Geleges, die im Tier in einer Reihe angeordnet gewesen sind, weisen Unterschiede in den Entwicklungsstadien auf. Diese Tatsache bringt auch K. PETER (1904) in den Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Zaun-Eidechse zum Ausdruck.

Für die Leitung dieser Arbeit möchte ich Herrn Prof. A. PORTMANN herzlich danken.

Die sprachliche Korrektur habe ich meinen Freunden zu verdanken.

1. *Morphologie der Vorgänge im Dottersack.*

Die zahlreichen embryologischen Arbeiten gegen Ende des letzten Jahrhunderts behandeln bei den Reptilien hauptsächlich die Furchungsprobleme sowie die Keimentwicklung und beschreiben die embryonalen Hüllen, berücksichtigen aber weniger die entfernt vom Embryo liegenden Partien der Anhangsorgane, z. B. des Dottersackes. Es wird allerdings ein perilecithaler Spalt im Dottersack erwähnt, der aber von manchen Autoren als ein besonderes Organ angezweifelt und eher als ein Artefact aufgefasst wird. Andere wieder sind der Meinung, dass er mit der subgerminalen Höhle in Verbindung stehe.

MITSOUKURI (1891) stellt die Verhältnisse der Embryonalhüllen und der Anhangsorgane bei den Schildkröten schematisch dar und beschreibt dabei abembryonal eine Eiweissansammlung, die von drei Allantoislappen umhüllt ist; er erwähnt auch die Versenkung der Dottervene.

VIRCHOW (1892) führte eine Analyse der verschiedenen im Dottersack der Reptilien vorkommenden Zellen durch und zählte beim Versuch einer Ableitung ihrer Herkunft die freien Dotterzellen zusammen mit den epithelartig ausgebildeten Entoblasten zum inneren Keimblatt, eine Ansicht, der sich auch die vorliegende Arbeit anschliesst. Er gibt ein allgemeines Schema, das unter anderem auch die Dotterverteilung bei der Eidechse für das Stadium vor der Ausbildung der Wandanhänge zeigt.

Auch über die Wandanhänge im Dottersack der Reptilien teilt er einiges mit; er macht auch Angaben über ihre Grössenverhältnisse bei *Python* und *Boa* (Beobachtungen an ausgespülten Dottersäcken).

MEHNERT (1895) untersucht die Amnion-Serosa-Verhältnisse und den Amniongang bei *Emys* (*Chelonia*).

Unsere eigenen Untersuchungen gelten den gesamten Veränderungen im Ei und insbesondere den morphologischen Verhältnissen im Dottersack zu verschiedenen Zeitpunkten.

Die Stadien kurz vor der Eiablage bis zum Schlüpfen des Tieres konnten wir in einer vollständigen Serie untersuchen. Der in Furchung begriffene Keim zeigt lediglich eine Ansammlung von Dotterelementen, die noch nicht von Keimblättern umwachsen sind. Ein in der Junimitte entnommenes Ei, mit einem Embryo von etwa 20 Segmenten, zeigte ausge dehnte Keimblätter, von denen das äussere bereits das ganze Ei umwachsen hatte. Auch ein kleiner Dotterspalt war vorhanden. Von diesem Stadium gehen wir aus.



Abb. 1. Zeit der Eiablage.

«Dotterzellen-Rinde» des inneren Keimblattes und freie Zellen im Dotter.

A in der Zone ausserhalb des Dotterspalts

B im Bereich des Dotterspalts

(Kd Randzone, in der sich äusseres und inneres Keimblatt differenzieren).

Abkürzungen in den Figuren

Al	Allantois	i K	inneres Keimblatt
Blg	Blutgefässe	m K	mittleres Keimblatt
Bz	Blutzellen	Ps	Plasmamassen am abembryonalen Ende des Dottresacks
Dk	Dotterkugeln	Se	Serosa
Dsp	Dotterspalt	Wah	Wandanhänge des Dottersacks
Dz	Dotterzellen	fZ	freie Zellen des Dottersacks
Gfb	Gefässblatt	Zk	Zellkerne
ä K	äusseres Keimblatt		

In der Dottersackpartie ist der epithelartige Teil des inneren Keimblatts sichtbar. Unterhalb des Embryos ist das Epithel flach und kompakt, gegen die Peripherie hin erscheint es immer stärker vakuolisiert. Die Zellen des inneren Keimblatts nehmen gegen aussen an Höhe zu. Bei der Gesamtübersicht bemerken wir eine vielfache Schicht freier Dotterzellen unterhalb der Keimblätter (Abb. 1). Sie unterscheidet sich von den weiter im Innern des Eies auftretenden Strukturen dadurch, dass letztere aus lockeren, nicht zellulären Dotterelementen bestehen. Die Region freier Dotterzellen zeigt Zellen von deutlich rundem oder ovalem Umriss. Innen folgt direkt angrenzend eine Zone mit flüssigem Dotterbestandteil oder eine Ansammlung von Dotterschollen. Zwischen den

oben genannten freien Dotterzellen finden sich freie Dotterkugeln. Sobald eine Hervorhebung der Dotterzellen im histologischen Schnitt technisch gelingt, können wir eine deutliche Grenze zwischen der Formation von Dotterzellen und den als Reservestoff dienenden Dotterelementen ziehen.

Die freie Zellen enthaltende Schicht misst einige Tage vor der Eiablage ca. $200\ \mu$; die doppelte Dimension wird nur an einzelnen Stellen erreicht. Die freien Dotterzellen treten also in einer Schichtdicke von weniger als 1 mm auf. Ungefähr zwei Tage nach der Eiablage beginnt sich in der Nähe des Embryos der epithelartige Teil des inneren Keimblattes zu falten. Bei einem länger im Mutterleib zurückgehaltenen Ei tritt dieser Vorgang manchmal früher ein.

Jede einzelne Falte enthält eine Arterie, ein venöses Capillarnetz und Venen. Die Falten wachsen zu einem ganzen System von sog. «Wandanhängen» aus, in denen sich komplizierte Verästelungen bilden, die man gut mit einer Lupe verfolgen kann. Zwischen den Wandanhängen bestehen Verbindungen.

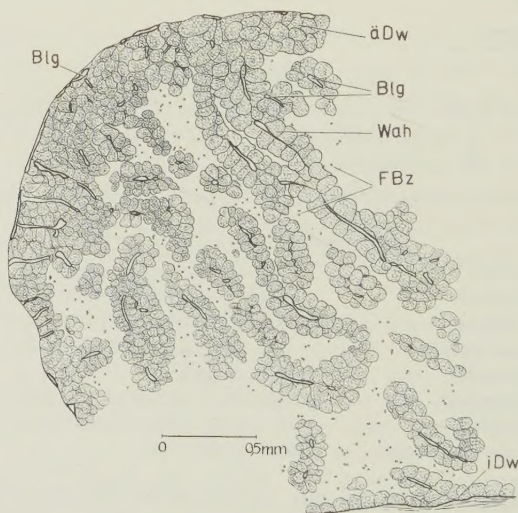


Abb. 2. Wenige Tage nach der Eiablage.

Wandanhänge des Dottersacks; äussere (äDW) und innere (iDW) Wand.

Im histologischen Schnitt ist die fortschreitende Entwicklung der Wandanhänge gut zu beobachten (Abb. 2). Gegen die Zeit des Schlüpfens füllen sie den gesamten Dottersack aus. In der zweiten Hälfte der Brutzeit sind die Anhänge an der Dottersackwand so dicht gedrängt, dass wir sie nicht mehr auseinanderhalten können, sondern sie nur als dichtaneinanderliegende grosse Zellen mit eingeschlossenen Dotterkugeln sehen. Das eigentliche Dottersackepithel ist jedoch immer erkennbar: es umgibt

die Blutgefäße und bildet zusammen mit ihnen einen Wandanhang. Wandanhänge entstehen auch in der dem Amnion anliegenden Partie des Dottersackes.

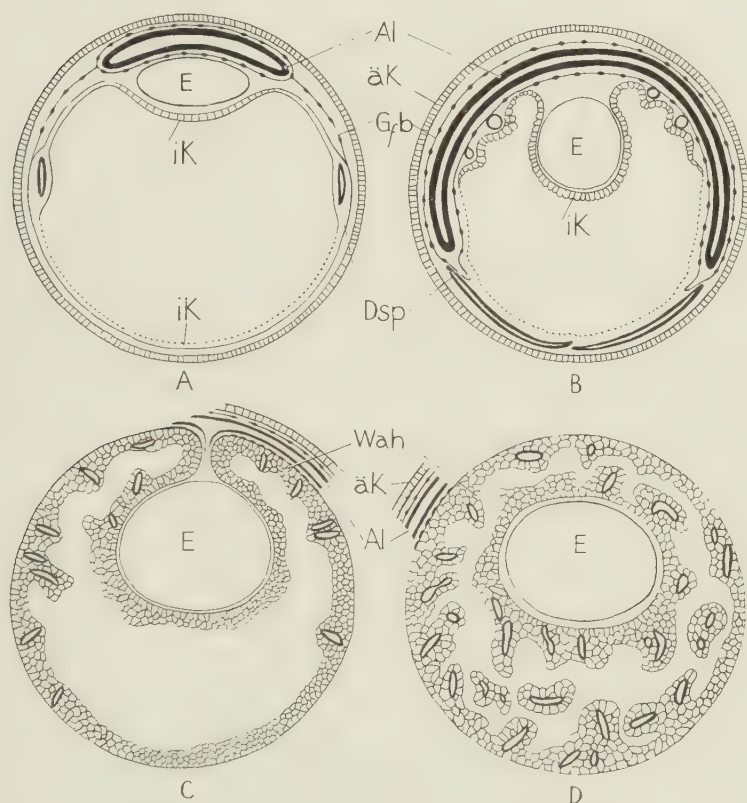


Abb. 3. Ausbildung der extraembryonalen Strukturen im Ei der Ringelnatter.

A kurz nach der Eiablage

C Mitte der Brutzeit

B 4.–5. Tag nach der Eiablage

D Kurz vor dem Schlüpfen

Die Verbindung des Dottersackes mit dem Embryo (E) ist weggelassen worden; die der Allantois nur in C angedeutet. In C und D ist nur die Entwicklung der Wandanhänge und ihrer Gefäße dargestellt, die äusseren Schichten des Keims (inneres Gefässblatt und Allantois, äusseres Gefässblatt und Serosa) sind nur an einer Stelle angedeutet.

Aus der ursprünglichen Lage an der Oberfläche senkt sich der Ringelnatterembryo 2 Tage nach der Eiablage bis zu einem Drittel des kürzeren Eidurchmessers (Abb. 3). Da der Vorgang weiterschreitet und mit einer Ausdehnung des Dottersackes nach oben gekoppelt ist, befindet sich der im Amnion eingeschlossene Embryo in der zweiten Hälfte der Brutzeit ungefähr in zentraler Lage und wird vom Dottersack umhüllt.

Die Allantois sichert sich einen freien Ausgang im Nabel. Sie erfährt eine räumliche Ausdehnung, die im Zeitpunkt der Eiablage ungefähr der Amnionweite entspricht. Etwa fünf Tage nach der Eiablage ist die Allantois soweit gewachsen, dass ihre Enden den Anfang des Dotterspaltcs, der nachfolgend beschrieben wird, erreichen.

2. Der Dotterspalt.

Über den perilecithalen Spalt der Reptilien findet man für das Chamäleon Mitteilungen bei SCHAUMSLAND (1903) und für die Eidechse bei VIRCHOW (1892) eine Beschreibung der den Spalt auskleidenden Zellen. Auch im Zusammenhang mit der Natter wird er erwähnt. Die Angaben über die Lage des Dotterspaltcs widersprechen sich. K. PETER (1935) spricht von einem Spalt im inneren Keimblatt. Die Lage des Dotterspaltcs beim Chamäleon weicht von derjenigen anderer Reptilien ab. Die Keimblätter falten sich hier bei dem noch nahe dem Embryo liegenden Spalt zur Amnion- und Serosa-Bildung. Dieser Vorgang verschiebt den Dotterspalt vorläufig über den Embryo und gewährt ihm dadurch eine vielfache Schutzschicht. Die Herkunft des Dotterspaltcs leiten K. PETER (1935) und H. HRABOWSKI (1926) von den dem Ringwall – vom verdickten Rand des inneren und mittleren Keimblattes – auswandernden Zellen her. K. PETER gibt die topographischen Dotterspalt-Verhältnisse beim Chamäleon auf relativ frühen Stadien photographisch wieder.

Mit dem weiteren Schicksal des Dotterspaltcs hat sich H. HRABOWSKI (1926) beschäftigt. Der Dotterspalt wandert distalwärts und gibt Anlass zur Entstehung eines Organs, das die Autorin genauer untersucht und Dottersackschnabelbläschen benennt. Doch blieb diese Publikation leider auch bei dem Arbeitsgebiet nahe liegenden Veröffentlichungen unberücksichtigt. Die Ausdehnung des Dotterspaltcs verfolgt die Autorin nicht. Dies ergibt sich auch aus ihrer Mitteilung, dass sie nur anfangs die gesamten Verhältnisse im Eidechsenei berücksichtigt und im Laufe der Arbeit lediglich die entsprechende Partie vom Ei entfernt und verarbeitet habe. Nach HRABOWSKI (1926) geht im Dottersackschnabelbläschen die Dotterverarbeitung vor sich. Sie hat es mit Leukozyten gefüllt gesehen und festgestellt, dass die Dottervene in das Bläschen tauche. Bei der Beobachtung der distalen Vorgänge berücksichtigte sie auch die Lage der Allantois und die Ausbreitung des Gefässblattes. Als Objekte dienten die Zauneidechse, die lebendiggebärende Bergeidechse und (weniger ausführlich) die Blindschleiche.

Das Dotterspaltssystem ist ein interessantes Organ im inneren Keimblatt, das nur bei Reptilien vorzukommen scheint. Es zeigt in seiner Entwicklung eine Beziehung zur Ausbreitung der Keimblätter auf der Dottermasse. Der Dotterspalt ist schon vor der Eiablage zu erkennen, doch seine starke Ausdehnung setzt erst in den folgenden Tagen ein (Abb. 3). Er verdankt seine Entstehung Zellen, die vom Ringwall – der Stelle, an der das mittlere und das innere Keimblatt noch ungesondert sind – herkommen (Abb. 4). Wir haben beobachtet, dass in den frühen Entwicklungsstadien Scharen von freien Zellen vom Ringwall zum Dotterspalt hinüberleiten. Nester dieser Zellen, oft von beträchtlicher Grösse, sind peripher vom letzten Blutgefäss des splanchnischen Blattes zu finden.



Abb. 4. Vor der Eiablage.

Frühes Stadium der Bildung des Dotterspalts. Der Embryo liegt links von der abgebildeten Stelle.

Stellenweise sind sie unterhalb des dünn auslaufenden mittleren Keimblattes durch einige Schichten bei gewissen Fixierungen vakuolisierter Dotterzellen und Dotterkugeln vom äusseren Keimblatt getrennt. Von diesen Nestern führen freie Zellen zum naheliegenden Dotterspalt, dessen Wände sie aufbauen (Abb. 5).

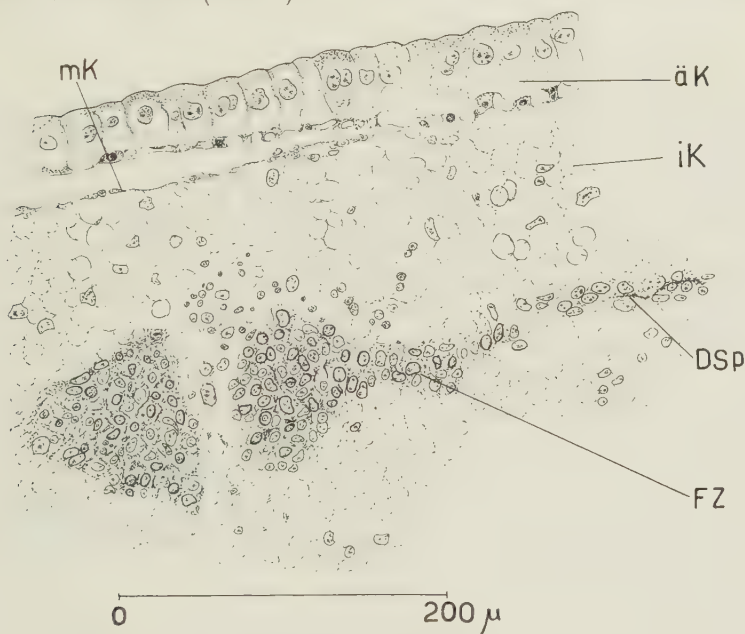


Abb. 5. Detail des Stadiums der Abb. 4.

Freie Zellen (fZ) und ihre Beziehung zum Dotterspalt.

Der Dotterspalt wächst sich zu einem ganzen System aus, das als Mantel das Eiellipsoid umfasst. Er kommt in jedem Schnitt durch das Ei, der dem Pol nicht zu nahe liegt, zum Vorschein. Gewöhnlich sehen wir daher im Querschnitt zwei Dotterspalt an den beiden gegenüber-

liegenden Stellen, die auf die letzten Blutgefässe folgen. Die beiden Spalten können aber auch ungleich weit vom Embryo entfernt sein. Laterale Schnitte weisen längere Dotterspaltan auf als mediane, unter Umständen sogar einen einheitlichen Bogen.



Abb. 6. Unmittelbar vor der Ablage des Eies.

Epithel des Dotterspaltan (Ep)

Es handelt sich um einen einheitlichen Spalt. Nur stellenweise – vielleicht sind dies vorübergehende Stadien – macht sich eine Abzweigung oder Aussackung des Dotterspaltan bemerkbar, so dass wir im Schnittbilde abgesehen vom länglichen Spalt auch eine kreisförmige mit Epithel ausgekleidete Öffnung feststellen können. Das auskleidende Epithel besteht aus Zellen mit verhältnismässig grossem Kern (Abb. 6). Manchmal können wir unter den nicht in einem Verband geordneten Zellen die in der Literatur (VIRCHOW, 1892) als die «kleinsten dotterfreien Zellen» beschriebenen finden. Hin und wieder fallen auch vereinzelt im Epithel des Dotterspaltan oder im Spalt selbst Merocyten, «Riesenzellen» auf, die Anlass zu mancher theoretischen Erörterung gegeben haben. Es sind besonders grosse Zellen, deren Kern mit seinen Auswüchsen fast die ganze Zelle ausfüllt. Manchmal sind im Epithel des Dotterspaltan Kernfiguren zu sehen, die auf Teilungen der den Spalt auskleidenden Zellen deuten. Einzelne Zellen befinden sich im Spaltlumen. Das Lumen ist stellenweise in frühen Entwicklungsstadien des Spaltan noch gar nicht durchgebrochen.

Für die Entstehung des Dotterspaltan durch Aneinanderreihung dotterfreier Zellen spricht der manchmal eintretende Fall, dass die Wand irgendwo eine Dotterzelle in einem Bogen umfasst und somit im Spalt einschliesst, sowie das Vorhandensein – sogar in einem späteren Stadium – einer Schar dotterfreier Zellen an Stelle eines regelmässigen Epithels. An einem Mitte Juni dem Muttertier entnommenen Ei, dessen Embryo ca. 20 Somiten enthält, macht sich der Dotterspalt als eine ganz kleine

Höhle bemerkbar, deren Länge im Eiquerschnitt der Ausdehnung von fünf Ectoblastzellen entspricht. Sein abembryonales Ende bilden einige nebeneinander liegende Epithelzellen.

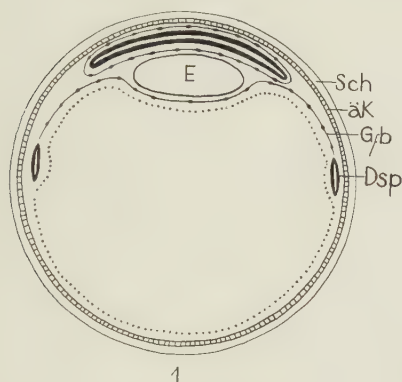
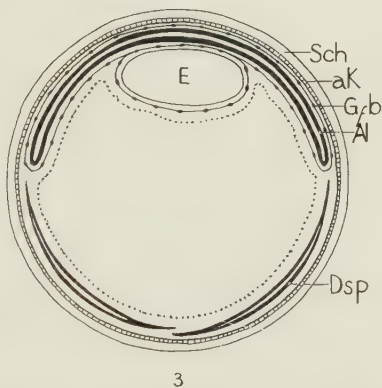
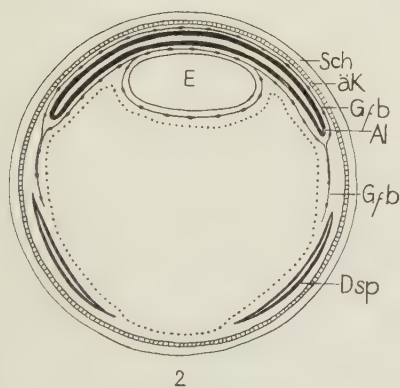


Abb. 7. Ausbreitung des Dotterspalt in der Zeit kurz vor der Eiablage bis etwa zum 3. Tag nach der Ablage.

Die Wandanhänge des Dottersacks sind weggelassen. Abb. 3 ist mit dieser schematischen Figur zu vergleichen; E Embryo, Sch Schale.

- 1 kurz vor Eiablage
- 2 2 Tage nach Eiablage
- 3 3. Tag nach Eiablage



Bald vergrößert sich der Spalt. Nach der Eiablage wächst er zu einem Vielfachen seiner ursprünglichen Ausdehnung und reicht in die untere Eihälfte hinein (Abb. 7). Etwa 2 Tage nach der Eiablage beträgt die Ent-



Abb. 8. 2-3 Tage nach der Eiablage.

Abembryonaler Dottersack mit den vordringenden Enden des Dotterspalt.

fernung der peripheren Enden nur noch den achten Teil des kleinen Ei-umfanges, wobei das obere Ende des Dotterspaltcs räumlich kaum verschoben ist. 12 Stunden später liegen die Enden des Dotterspaltcs nahe beieinander und erreichen die oft abembryonal als Reminiszenz an den Ectoblastverschluss vorkommende Zellenansammlung. Im Laufe weiterer Entwicklung treffen die Enden zusammen, doch ist ihre Lage nicht immer gleich, sie können noch einen Abstand bis zur Grösse von einigen dotterfreien Zellen wahren oder sich übereinanderschieben (Abb. 8). Oft entstehen kleine Ausweitungen oder Gabelungen, die bei ineinandergeschobenen Dotterspaltcn bis zu einem verflochtenen Kanalsystem aus- wachsen können (Abb. 9).



Abb. 9. Etwas später als Abb. 8.

Verwachsungen der vordringenden Enden des Dotterspaltcs.

Analoge Entwicklungsstufen des Spaltsystems nach der Eiablage haben wir auch an Eiern der Vipernatter beobachtet.

Das fertige System nimmt einen grossen Teil der abembryonalen Eihälfte ein. Die beiden Dotterspaltcn können im Querschnitt ein Drittel bis fast die Hälfte des Eies umfassen. Die manchmal auftretende Gabelung der Dotterspaltanfänge enthält in den besprochenen Stadien noch keine Blutgefässe. Weder die Allantois noch das mittlere Keimblatt sind schon bis zum Dotterspalt vorgedrungen. Der Dotterspalt wird in dieser Spätphase von langen, spindelförmigen Zellen mit weitauseinanderliegenden Kernen ausgekleidet (Abb. 10).



Abb. 10. 5 Tage nach Eiablage.

Die Allantois ist bis zum Dotterspalt vorgedrungen.

Vier bis fünf Tage nach der Eiablage erreicht die Allantois den Dotterspalt (Abb. 10). Die beiden im Schnittbilde spaltförmig erscheinenden Höhlen der Allantois und des Dotterspaltess lassen sich ohne Mühe getrennt in ihrem Verlauf verfolgen, auch wenn die Allantois stellenweise infolge von Ausbuchtungen unterbrochen ist. Die Auskleidung beider Öffnungen sind verschieden: die Allantois weist ein aus kleinen Zellen bestehendes Epithel auf. Die Blutversorgung ist bei der Allantois reichlich, während an der äusseren Wand des Dotterspaltess Blutgefässe gänzlich fehlen. Am geschälten Ei beobachtet man die sichtbare Allantoisgrenze auch als die Grenze der vaskularisierten Eioberfläche.

Im Schnitt können wir feststellen, dass die Allantoisgefässe, sobald sie den Anfang des Dotterspaltess erreicht haben, sich nach innen wenden und an der inneren Dotterspaltseite weiterverlaufen, wobei es auch möglich ist, dass die Gefässe der inneren und äusseren Allantois-Wand einen einheitlichen Fortsatz aussenden. Dieser Vorgang findet rings um den Anfang des Dotterspaltess statt. In diesem Zeitpunkt haben sich die rings – im Querschnitt betrachtet – hineinreichenden Gefässblätter noch nicht getroffen.



Abb. 11. Etwas später als Abb. 10.

Die Allantois dringt an der inneren Seite des Dotterspaltess vor.

Stellenweise haben wir beobachtet, dass nicht nur das Gefässblatt, sondern auf der Innenseite des Dotterspaltess auch die Allantois ziemlich weit in den Dottersack hineinreicht (Abb. 11). Es ist denkbar, dass im Verlauf der weiteren Entwicklung eine Beziehung des Gefässblattes zum Dotterspalt entsteht. Wir haben in diesem Stadium im Dotterspalt hin und wieder Zellen gefunden, die zur Gruppe der farblosen Blutzellen zu zählen sind, doch erlaubt ihre Zahl hier nicht, ihnen eine funktionelle Bedeutung zuzuschreiben.

3. Histologische Untersuchungen.

a. Über den Aufbau der freien und der eingeschlossenen Dotterkugeln.

Über die Vorgänge im Dotter, vor allem den Bau der Dotterkugeln, orientiert zurzeit fast nur Literatur über den Dotterbau bei Vögeln. Wir dürfen aber die Verhältnisse beim Hühnchen nur mit Vorsicht und eingeschränkt auf die Squamaten übertragen.

Bei der Untersuchung des Ringelnatter-Dottersacks haben wir gefunden, dass die freien Dotterzellen um die Zeit der Ablage des Eies kleinere Dimensionen zeigen als in späteren Stadien (Abb. 12). Ferner sind sie in den inneren Dottersack-Partien kleiner als am Rande. Stellenweise ist die ganze Reihe kleiner bis grosser Zellen zu beobachten. Der Entoblast der Wandanhänge erfährt eine immer stärkere Entwicklung, und im Schlüpfmoment finden sich daher nur noch kleine Mengen freien Dotters. In den Entoblast-Zellen sind auch bei weit fortgeschrittener Entwicklung bei der stärksten Entfaltung der Wandanhänge noch ganze Dotterkugeln zu sehen.



Abb. 12. 2 Tage nach Ablage des Eies.

Abembryonaler Teil des Dottersacks. Die Dotterzellen der Randzone (a) sind grösser als die innen gelegenen (i).

Bei der Ringelnatter erfolgt die sukzessive Abnahme der Dotterreserve gleichzeitig mit der Entwicklung des Dotterkugeln aufweisenden Entoblastes. Aus dieser Beobachtung können wir schliessen, dass die Dotterkugeln der Entoblastzellen aus den Dotterreserven herkommen.

Für das Hühnchen bestehen verschiedene Anschauungen über die Herkunft der Dotterkugeln in den Entoblastzellen: nach DUBUISSON und nach REMOTTI handelt es sich um eine Phagocytose; nach KOELLIKER um eine in den Zellen stattfindende Synthese von Substanzen, die vom verdauten und aufgenommenen Dotter herkommen; nach THOMAS (1933, 1938) sind es Sekrete der entodermalen Zellen – andere Möglichkeiten weist er zurück. GRODZINSKI (1938) nimmt für die untersuchten ersten 30 Bebrütungsstunden die Phagocytose als nicht ausgeschlossen

an. Er weist darauf hin, dass die Dotterkugeln im Dotter intakt, nicht anverdaut seien. In seiner Arbeit vom Jahre 1945 bemerkt er auch, dass die Zahl von Dotterkugeln mit der Bebrütungszeit des Hühnchens abnehme, beim Schlüpfen seien nur noch wenige vorhanden. Zur Abnahme der Dotterkugelnzahl trägt auch ein mechanisches Platzen der Kugeln infolge der Einwirkung des gesteigerten osmotischen Druckes auf die Dotterkugelmembran bei.

Nach GRODZINSKI (1947a) besteht eine Dotterkugel aus einer lipoidhaltigen, semipermeablen Membran, welche eine Emulsion von fettartigen Körnern in einer eiweisshaltigen Flüssigkeit einschliesst. Der Autor teilt auch mit, dass sich die proteinhaltige Komponente der Dotterkugeln, auch der im Entoderm eingeschlossenen, mit Alaun-Hämatoxylin nach EHRLICH violett-blau färbt. THOMAS (1933, 1938) erwähnt keine Membran für die Dotterkugeln. Er denkt sich den Bau dieser letzteren – im Unterschied zu GRODZINSKI (1939, 1947) – als aus Lipoproteinkomplexen bestehend; dabei sind diese Komplexe im gelben Dotter mehr granulös, während sie im weissen homogener erscheinen.

Bei der Ringelnatter gibt ein Teil der Dotterkugeln eine Fettreaktion, ein anderer lässt nach seinem Verhalten einen Gehalt an eiweissartigen Substanzen annehmen.

Diejenigen Bestandteile, welche bei der DELAFIELD'schen Hämatoxylinfärbung und der gleichzeitig angewandten Sudan- III- Kontrastfärbung für Fett eine blau-violette Farbe annehmen, fassen wir als eiweissartige Stoffe auf. Sie scheinen über die fetthaltigen an Zahl zu überwiegen. Es sind darunter: grössere Dotterkugeln, kleine kugelige Elemente wie auch die Flüssigkeit, in der früher freie Elemente vorhanden gewesen sind und in die später die Wandanhänge tauchen. Die chemische Reaktionsweise dieser Flüssigkeit ermöglicht unter Umständen ein starkes Hervorheben der Wandanhänge im Schnittbilde, weil das Fett in den Entoblastzellen stärker zur Geltung kommt, besonders wenn die Dotterkugeln ihren regelmässigen Umriss verlieren.

Wir können im freien Dotter, abgesehen von Elementen, die wir wegen ihrer Grösse als Dotterkugeln bezeichnen, noch kleinere Einheiten bis zu kleinen Tröpfchen finden. Das Vorhandensein von Elementen verschiedener Grösse im freien Dotter lässt sich bei fetthaltigen wie auch bei anderen Dotterbestandteilen beobachten. Auch in den Dotterzellen kann man Einheiten verschiedener Grösse finden. Deutlich ist dies bei fetthaltigen Elementen feststellbar, da für deren Nachweis optisch prägnante Mittel verwendet werden können.

Am Dotter, der bereits im Entoblasten eingeschlossen ist, haben wir in Zellen mit ganzen Dotterkugeln beobachtet, dass hier fetthaltige Dotterkugeln und solche von anderer Zusammensetzung in verschiedenem Mengenverhältnis auftreten können; unter Umständen kann auch nur eine Art von Dotterkugeln vorkommen. Die in den Zellen eingeschlos-

senen Dotterkugeln zeigen zum grossen Teil keine regelmässigen Umrisse mehr. Dies wäre mit ihrer Anverdauung zu erklären. Gut erkennbar ist diese Tatsache an den fetthaltigen Kugeln, doch kann man sie auch an den Dotterbestandteilen von anderer Zusammensetzung bestätigt finden. Die Polysaccharidnachweise zeigten, dass man in den Dotterkugeln in einzelnen Stadien mit einem sehr variablen Gehalt an Glykogen rechnen muss.

Ausser in den Dotterkugeln fanden wir Glykogen in der Dottersackwand, in der Nachbarschaft der Allantois. Mancherorts markiert das Glykogen die Zellumrisse im Dottersack.

In den Dotterzellen mit ganzen Dotterkugeln fanden wir in den Räumen zwischen den Dotterkugeln nach den Färbungen von KULL (NASSONOW) kleine Kügelchen, die eine von den Dotterkugeln verschiedene, manchmal mehr rötliche Farbe annahmen. Auch fettartige Tröpfchen kommen an diesen Stellen zum Vorschein.

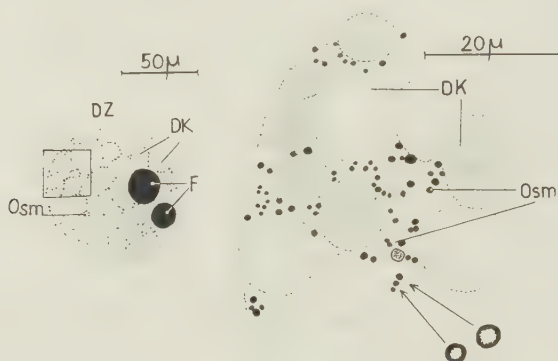


Abb. 13. 8 Tage nach Eiablage.

Dotterzelle mit eingeschlossenen Dotterhügeln. Nachweis von Fett (F) und osmophilen Substanzen (osm); rechts ein vergrösserter Ausschnitt.

Fix. Champy; Osmierung.

Präzise Bilder lassen sich mit der CHAMPY-Fixierung und nachträglichen Osmierung gewinnen (Abb. 13). Oft hingen die sich schwärzenden Kügelchen zusammen, hie und da war ihr Inhalt hell. Manchmal erhielt man den Eindruck, dass eine Beziehung zwischen den beschriebenen Gebilden und dem Zellkern bestehen müsse. Unsere histologischen Prüfungen lassen es als möglich erscheinen, dass zwischen den Dotterkugeln imprägnierbare Strukturen in der Art GOLGI'scher Körper vorkommen.

b. Endothel der Blutgefässe.

Am Endothel der Blutgefässe fällt der Gehalt an grossen Mengen von Glykogen auf. Wir konnten dies auf verschiedenen Altersstufen, auch

am eingezogenen Dottersack, feststellen. Glykogen kommt sogar an Stellen im Gefäßendothel vor, an denen man im umgebenden Dotter keines beobachtet (Abb. 14, 15).

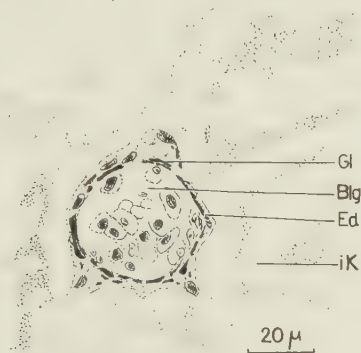


Abb. 14. 24 Tage nach Eiablage.

Querschnitt eines Gefäßes im Wandanhang des Dottersacks.
Glykogen (Gl) im Endothel (Ed).

Die Fettnachweise (Sudan III) lassen oft nur schwer eine Grenze zwischen einer fetthaltigen Dotterpartie und einem Gefäß ziehen. Osmiumsäure-Gemische (FLEMMING und CHAMPY + Osmierung) bringen stellenweise ähnlich wie im Dotter stark lichtbrechende Tröpfchen hervor, die schwarz umrandet sind und sich auch ähnlich färben wie bestimmte Tröpfchen in den Dotterkugeln. Manchmal wieder sind die Tröpfchen nah nebeneinander, und nur einzelne von ihnen zeigen eine schwarze Umrandung.



Abb. 15. 24 Tage nach der Eiablage.

Längsschnitt eines Gefäßes im Wandanhang des Dottersacks.
Glykogen (Gl) im Endothel (Ed).

Diese Beobachtungen bestätigen, dass die Blutgefäße stark in die Abbauprozesse des Dotters miteinbezogen sind, was schon bei der Betrachtung der entfalteten, gefäßhaltigen Wandanhänge gesichert erschien.

Bei der Anwendung spezieller Methoden (CHAMPY + Osmierung) bemerkten wir manchmal einzelne, etwas grössere imprägnierbare Gebilde, die an imprägnierbare Zellstrukturen denken liessen (Abb. 16). In der Literatur (PFUHL 1937) wird das Auftreten GOLGI'scher Strukturen im Gefäss-Endothel erwähnt. PFUHL hat die Anreicherung von Trypanblau in den GOLGI-Systemen der Muskelzellen festgestellt und nachträglich mit dieser Methode die GOLGI-Systeme anderer Organe untersucht. Unter anderem zählt er das Endothel der Blutgefässe auf.

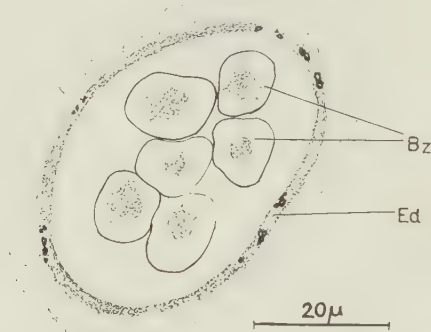


Abb. 16. 14 Tage nach Eiablage.

Blutgefäss in den Wandanhängen des Dottersacks. Osmophile Substanzen im Endothel (Ed).

Fix. Champy; Osmierung.

c. Allantois und Serosa.

In der Allantois und in der Serosa konnten wir reichlich Glykogen nachweisen. Es kommt in den Zellen vor, bald in Kernnähe in der Allantois, auch als Umrandung der Allantoishöhle, in der Serosa am äusseren Rande ihrer Zellen. Bedeutende Mengen sahen wir im Endothel der Allantois-Gefässe. Wir fanden Glykogen während eines grossen Teiles der Bebrütungszeit.

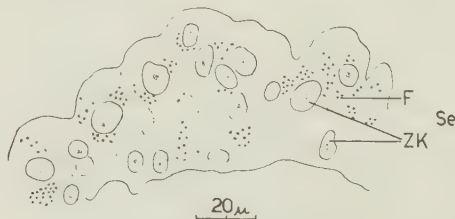


Abb. 17. Fettnachweis (F) in der Serosa.

An einem Teil der Objekte war es uns möglich, auch Fett nachzuweisen. In der Allantois beobachteten wir Fetttröpfchen verschiedener Grösse,

in der Serosa kleine Fettkügelchen. Manchmal waren sie einzeln in der Serosa verstreut, dann wieder bildeten sie dichtere Anhäufungen (Abb. 17). Wir stellten sie um den Kern herum oder unterhalb des Kernes fest. Diese Lagerung der Fetttröpfchen wiederholte sich jeweils in benachbarten Zellen des Serosa-Epithels.

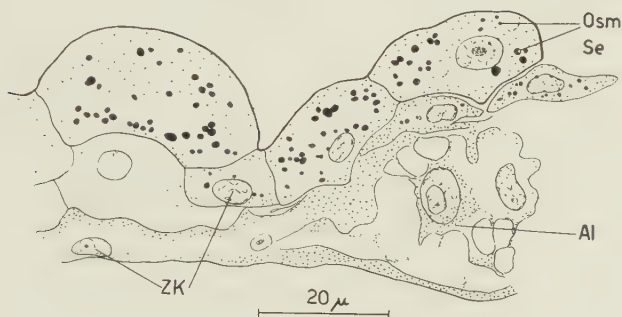


Abb. 18. 14 Tage nach Eiablage.

Serosa und Allantoiswand mit osmophiler Substanz (Osm).

Fix. Champy; Osmierung.

Bei der Behandlung der Objekte mit CHAMPY-Gemisch und nachträglicher Osmierung sahen wir zum Teil Tröpfchen, wie sie das FLEMING-Gemisch sichtbar macht (Abb. 18). Teilweise ergab aber dieses Vorgehen geschwärzte Strukturen, die, was Aussehen und Ort des Auftretens betrifft, von den Bildern nach der FLEMING-Behandlung abweichen (Abb. 19). Die bereits früher erwähnten histologischen Prüfungen lassen auch hier die Möglichkeit zu, dass in der Allantois und in der Serosa imprägnierbare Zellstrukturen vom GOLGI-Typus vorhanden sind.

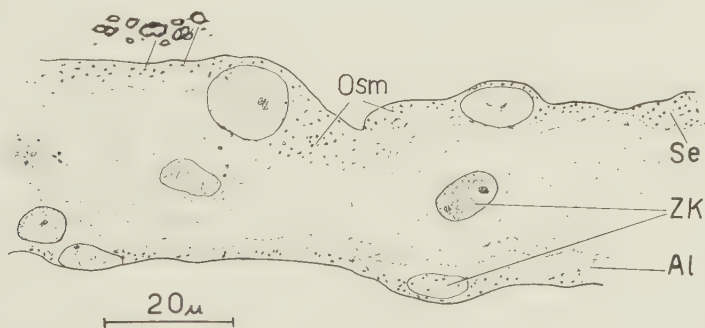


Abb. 19. 2 Wochen nach der Eiablage.

Äussere Allantoiswand und Serosa mit osmophilen Substanzen (Osm); links oben diese imprägnierten Strukturen stärker vergrössert.

(Fix. Champy; osmiert).

Der Nachweis dieser Zelleinschlüsse bedeutet, dass wichtige Stoffwechselprozesse in der Allantois und in der Serosa stattfinden. Die starke Vergrößerung der äussern Schicht des Ectoblastes an der Serosa fällt auch bei morphologischer Betrachtung auf. Diese Vergrößerung wird in einigen morphologischen Arbeiten für verschiedene Vertreter der Reptiliengruppe erwähnt. Doch fehlen cytologische Angaben. Es gibt lediglich einige spärliche Beobachtungen von MITSOUKURI (1891) an Schildkröten. Er beschreibt Vakuolen in den Zellen, die er in Beziehung zur Eiweissresorption bringt. Er fasst am Schildkrötenei die Bildungen der Allantois über der Eiweissansammlung als eine Vorstufe zum «DUVAL'schen Sack» der Vögel auf.

Unsere Beobachtungen zeigen die Allantois, die meist sehr ausschliesslich als embryonale Harnblase und Atmungsorgan gedeutet wird, zugleich als ein Organ, in dem wichtige Stoffwechselprozesse vor sich gehen. Diese Vorgänge erinnern an ähnliche Prozesse in der Plazenta der Säuger, an denen Allantoisgefässe beteiligt sind.

d. Freie Zellen.

Hier sollen besonders diejenigen freien Zellen besprochen werden, die in Beziehung zum Blutsystem stehen, da sie eine wichtige Rolle in den Abbauprozessen des Dotters spielen.

Sie sind im gesamten Dottersack zu sehen. Ohne Mühe fallen sie einem im flüssigen resp. zähflüssigen Teil des Dotters auf (Abb. 2 A); bei sorgfältiger Beobachtung kann man sie auch zwischen den Dotterzellen finden. Wir beobachten sie bereits wenige Tage nach der Ablage. Sie sind zur Gruppe der farblosen Blutzellen zu zählen und wandern im ganzen Dottersack herum.

Die Tätigkeit dieser farblosen Blutzellen erstreckt sich über die Bebrütungszeit bis zum Schlüpfen des Tieres und lässt sich noch im eingezogenen Dottersack nachweisen.

Diese Elemente entstammen den Wandanhängen, welche bekanntlich (V. DANTSCHAKOFF, 1908, 1916) ein wichtiges hämatopoëtisches Organ darstellen. Zur Hauptsache spielt sich die blutbildende, den Embryonalkörper mit Erythrocyten versorgende Tätigkeit im venösen Kapillarnetz des Dottersackes ab. Nach den Angaben von VERA DANTSCHAKOFF (1916) dauert sie bei der Ringelnatter bis zum 15. Bebrütungstag an.

Wir beobachteten Nester entstehender farbloser Blutzellen im Bindegewebe, das sich in den Wandanhängen neben den Blutgefässen und Kapillaren befindet. Ein anderer Entstehungsort der Wanderzellen ist das Bindegewebe in den oberflächlichen Partien des Dottersackes. Hier sieht man ihre Bildung hauptsächlich in den trichterförmigen Vertiefungen, die zur Einbuchtung eines Wandanhanges führen. Es entstehen

auch granulierten Leukocyten in winzigen Gruppen und bilden ein Band zwischen den zum Wandanhang führenden Vertiefungen. Diese Verhältnisse konnten wir deutlich gegen die Mitte der Bebrütungszeit beobachten.

Bei der Behandlung der Objekte mit Osmiumsäure-Gemischen erschienen im Anfangsstadium der Leukocytenausbildung die Granula als einheitliche schwarze Kugeln. Bei der weiteren Ausbildung entstand im einzelnen Granulum eine immer grösser werdende Vakuole, die einen stark lichtbrechenden Stoff enthält.

Interessante Verhältnisse bietet bei spezieller Behandlung das in den oberflächlichen Dottersackpartien vorhandene Bindegewebe (Abb. 22). Bei der Fixierung im CHAMPY-Gemisch und bei nachträglicher Osmierung kommen imprägnierbare Strukturen zum Vorschein. Diese sind nicht zu verwechseln mit den Granula der entstehenden Blutzellen. Die Granula sind dickumrandet und weisen auch andere Dimensionen auf als die Imprägnationen im blutbildenden Bindegewebe. Letzteres zeigt dünne, aber sehr scharfe und ausgeprägte Gebilde, punktförmig kleine Kügelchen, kleine Ringe oder kleine Stäubchen. In diesem Bindegewebe gehen intensive Stoffwechselprozesse vor sich. Das Vorkommen von GOLGI'schen Strukturen ist daher nicht ausgeschlossen.



Abb. 20. 14 Tage nach Eiablage.

Rand des Dottersacks mit Granulocyten (Grc) im blutbildenden Gewebe
(Gr Granulea)

Fix. Champy; Osmierung.

Die granulierten Leukocyten im zähflüssigen Bestandteil des freien Dotters breiten sich aus. Noch öfter finden wir sie in Wanderung entlang einem Blutgefäss oder einer Falte des Wandanhanges.

VERA DANTSCHAKOFF (1916) ist in ihrer Arbeit über die Blutbildung bei der Ringelnatter der Ansicht, dass die Granuloblasten eine vermittelnde Rolle zwischen dem Entoblasten und den Blutgefässen spielen, dass sie möglicherweise eine Bedeutung bei der Abgabe von Nahrungsstoffen vom Dotter in das Blut haben, oder dass sie selbst Elemente in das Blut abgeben. In den «Schlüssen» vertritt die Autorin die Auffassung, dass wahrscheinlich die Granuloblasten «in der Ausarbeitung gewisser Fermente für das Blut oder für die Dotterausbildung tätig sind».

V. DANTSCHAKOFF untersucht sämtliche Blutbildungsorgane der Ringelnatter und berücksichtigt ausser den Organen des embryonalen Körpers auch die Wandanhänge des Dottersackes (zu ihrem Problemkreis gehört aber nicht der Dottersack im gesamten).

Eine weitere Gruppe farbloser Blutzellen füllt oft grössere Dotterpartien aus. Es sind besonders grosse Zellen mit gelapptem Kern, die unter Umständen ganz feine Granula aufweisen. Sie kommen im gesamten Dottersack vor. Wir konnten sie zahlreich in der ersten und sehr auffallend in der zweiten Bebrütungshälfte bis zum Schlüpfen sehen. Es sind Monocyten, die in der Literatur auch unter vielen anderen Namen erscheinen. Sie können eine verschiedene Form und eine verschiedene Tätigkeit annehmen. UNDRITZ (1946, 1950, Hämat. Taf. SANDOZ) bezeichnet sie als die am meisten polymorphe Blutzellenart, die besonders bei Abbauprozessen und bei Metamorphosen im Tierreich auftritt.

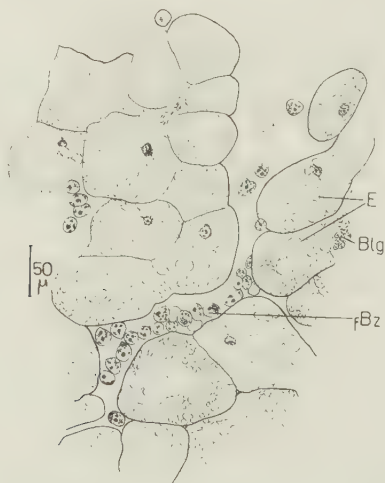


Abb. 21. Innerer Dottersack zur Zeit des Ausschlüpfens.

Freie Blutzellen (fBz) in den Lücken der Wandanhänge; E Zellen des Entoderms.

Auf den Schlüpfmoment hin, wenn die Wandanhänge fast den gesamten Dottersack-Inhalt ausfüllen, kann man die Monocyten zahlreich und stark zusammengedrängt an den noch freigebliebenen Stellen zwischen den Wandanhängen finden (Abb. 21).

Die Tätigkeit der farblosen Blutzellen im eingezogenen Dottersack wird weiter unten behandelt.

Das Problem der «freien Zellen» wurde auch vom systematischen Gesichtspunkt aus betrachtet. K. PETER meint irrtümlicherweise (1922, 1947), dass freie Zellen nur im Dotter der Reptilien vorkommen. VIRCHOW (1891) dagegen nimmt an, dass auch bei den Vögeln eine Anzahl Kerne mit Protoplasma bei der Furchung in den Dotter gelangt und über Dotterzellen zu den Dotterentoblastzellen führt. Auch findet er, dass 6–7 Tage nach dem Schlüpfen Leukocyten im Innern von Epithelzellen sowie in den freien Resten des Dotters vorkommen.

e. Zum Vorgang des Dotterabbaues.

Die am Keim der Ringelnatter durchgeführten histochemischen Färbungen beweisen den Transport von Kohlehydraten und Fetten vom Dottersack in den Embryo. Die Verarbeitung von Dottersubstanz findet im Entoblasten statt; eine wichtige Hilfe bei den Umwandlungen leisten freie farblose Blutzellen.

Der immer tiefer und mächtiger in den Dottersack hineinwuchernde Entoblast, dessen Zellen grosse Dimensionen annehmen, ist mit grossen Dotterkugeln gefüllt, die frei im Dottersack am Ende der Bebrütung kaum zu finden sind. Es bestehen zwei Auffassungen über die Aufnahme des Nahrungsvorrates durch den Entoblasten: Aufnahme ganzer Dotterkugeln oder Aufnahme kleiner Bestandteile, die sich rasch zu Kugeln zusammenballen.

Auch was die weitere Leitung der Reservestoffe betrifft, gehen die Ansichten auseinander: 1. nach VOELTZKOW (1902, Beobachtungen am Krokodil) handelt es sich um aufgenommene Dotterkörner, die an die Blutzellen abgegeben werden; 2. nach COHN (1906, Beobachtungen an geschlüpfter *Anguis fragilis*) ist es eine gelöste Substanz, die von der Epithelzelle zum Gefässblatt geleitet wird. In die Dotterzelle gelangen nach COHN Tröpfchen der Dottersubstanz.

ZINKERNAGEL (1939) untersuchte die Purinstoffsynthese im Embryonalkörper der Ringelnatter und stellte dabei als Nebenresultat fest, dass der Dottersack im Unterschied zum Embryo eine gleichmässige Tätigkeit entfaltet.

In der vorliegenden Arbeit über die Ringelnatter sind die Verhältnisse im Dottersack des Hühnchens nicht durch eigene Untersuchungen klargestellt worden. Die Dotterverarbeitung beim Hühnchen ist durch die verschiedenen Autoren oft nur unter Berücksichtigung eines Teiles der Bebrütungszeit untersucht worden.

Über die Aufnahme denkt VIRCHOW (1875, 1891), dass in früheren Entwicklungsstadien eine Phagocytose von ganzen Dotterkugeln mög-

lich sei; in den späteren Stadien seien es kleinere oder gelöste Bestandteile, die der Entoblast resorbiert.

Die Möglichkeit einer Einverleibung ist durch die Versuche von SCHAPER (1903) mit Karminkörnchen und durch neuere Experimente mit vitalen Farbstoffen bestätigt worden. Es liegen aber keine direkten Beobachtungen über die Aufnahme von ganzen Dotterkugeln vor.

Über den Abbau des Hühnchendotters wird allgemein angenommen, dass Fermente im Entoblasten wirken und in den Dottersackinhalt sezerniert werden. Eine Lipase greift die Dotterkugelmembran an und zerstört auch die Filme der in der Kugel vorhandenen Tröpfchen. Infolgedessen fließen die Tröpfchen zusammen und an Stelle einer Dotterkugel werden 3–5 Gebilde sichtbar (GRODZINSKI, 1947). (Bei der Ringelnatter sahen wir bei verschiedenem Vorgehen, das sich innerhalb der Umrisse einer Dotterkugel einige kleinere Kugeln befinden.) Beim Abbau (KONOPACKA, 1933) löst sich das Fett von der Verbindung; die Phosphorproteide – nachdem sie sich wieder zu Kügelchen zusammengeballt haben – werden darauf in einen Eiweissteil und Phosphatide getrennt.

Unter den morphologischen Anhaltspunkten für eine fermentative Vorverdauung des Hühnchendotters im Inneren des Dottersackes ist es wesentlich, dass nach GRODZINSKI (1947 a, b) auch ein mechanisches Platzen der Dotterkugeln stattfindet. Als die Quelle der Fermente wird der Entoblast betrachtet. Nach sämtlichen Arbeiten ist das Dottersackepithel wesentlich am Verdauungsvorgang beteiligt.

Aus der vorliegenden Arbeit über den Dottersack der Ringelnatter geht hervor, dass die freien, farblosen Blutzellen auch von Bedeutung beim Dotterabbau sind. VERA DANTSCHAKOFF (1908) erwähnt in ihrer Arbeit über die Blutbildung beim Hühnerembryo und über die blutbildende Tätigkeit des Dottersackes extravasculäre Blutzellen. Es ist denkbar, dass die hauptsächlich auf chemischem Wege oder an Kulturen gewonnenen Resultate am Hühnchen-Dottersack manche morphologischen Vorgänge nicht erfasst haben.

Eingezogener Dottersack

Über die Rückbildung des Dottersackes bei der Eidechse bestehen einige Angaben.

BERSCH (1893) und STRAHL (1892, 1894) fanden eine Harnblasenzapfen-Verbindung des Dottersackes und eine Mesenterium-Verbindung (durch den Dottersackstiel). Beide vermuten, dass der Harnblasenzapfen seine Entstehung der Verbindung verdankt, «welche der Dottersack und die Allantois in den distalen Enden ihrer Gefäßsysteme eingehen.» Nach BERSCH erfolgt mit der Zeit eine Ablösung vom Blasenapfen, und es bleibt nur noch die Verbindung zum Mesenterium. Nach STRAHL

verlassen parablastische Zellen das Lumen des Dottersackes, wandern in die Wand und dann in den Dottersackstiel (in das Bindegewebe der Wand; der Nachweis eines Dotterganges gelingt nicht); ein anderer Teil dieser Zellen begibt sich in den Harnblasenzapfen. BERSCH sieht keinen Grund zur Annahme, dass «die zuerst aus der Keimscheibe im engeren Sinne ausgeschiedenen parablastischen Zellen zu Grunde gingen und durch andere ersetzt würden.»

Mit dem Namen Parablast sind bei verschiedenen Autoren verschiedene Erscheinungen benannt worden; es tragen sogar beim gleichen Autor in nacheinanderfolgenden Entwicklungsstadien verschiedene Zelltypen diesen Namen. – Bei STRAHL (1887) wird zuerst die Riesenzelle (Merocyt) als Parablast bezeichnet. Diesen Namen verwendet er in späteren Stadien für eine Zelle, die wir aus seinen Beschreibungen als eine freie Dotterzelle erkennen. – VIRCHOW (1892) erwähnt, dass in Grenzfällen eine Entstehung von Dotterzellen aus Merocyten denkbar sei, dass dies allerdings nicht der Regel entspreche.

Die auswandernden Parablastzellen enthalten nach STRAHL (1892) Dotterelemente, die in kleinere Partikel zerlegt werden und zuerst «eine tiefer goldgelbe, dann eine braune Farbe annehmen... endlich erfolgt ein unmittelbarer Übergang der parablastischen Zellen in Pigmentzellen, welche den Dottersackstiel und die Kuppe des Harnblasenzapfens tief-schwarz färben.» Der Dottersack und der Dottersackstiel vergehen, und es bleibt ein schwarzpigmentierter Anhang am Mesenterium und an der Blase.

Die neuere Literatur bietet uns Anhaltspunkte zum Verständnis der pigmentierten Zellen, welche aus dem eingezogenen Dottersack auswandern.

So erwähnt PFUHL (1937) im Zusammenhang mit seinen am Meer-schweinchen durchgeführten Untersuchungen über Speicherung von Trypanblau in der GOLGI-Substanz quergestreifter Muskelfasern, dass das Abnützungspigment in den Muskelfasern auch an der Speicherungsstelle entstehe. Das Abnützungspigment besteht aus einer Lipoid-Eiweiss-Verbindung, die mehr oder weniger deutlich braun gefärbt ist. Die Vorgänge der Pigment- und Farbstoffspeicherung stimmen weitgehend überein. Vielleicht ist der braune Farbstoff des Abnützungspigmentes ebenfalls durch Adsorption an eine lipoid-eiweissartige Trägersubstanz gebunden. Das Erscheinen des Abnützungspigmentes ist in verschiedenen Geweben durch das Altern hervorgerufen (z. B. in den gestreiften Muskelfasern, in den Herzmuskelfasern).

UNDRITZ (1946) berichtet bei seiner Aufzählung der Vielheit der Monocytenfunktionen unter anderem, dass bei niederen Vertebraten (z. B. *Axolotl*) die Monocyten die Pigmentzellen (die Melanophoren des Blutes) sind. Er findet alle Stadien der Pigmentierung in diesen Zellen: Zellen, die wenige Körnchen enthalten, bis zu solchen, die mit Pigment vollgestopft sind.

Vor dem Schlüpfen zieht das Jungtier den Dottersack in die Leibeshöhle ein. Der Dottersack weist noch zu dieser Zeit eine beträchtliche Grösse auf (annähernd eiförmig zusammengeballt: 2,1:1,2:0,9 cm; im Körper wird er auf mehr als 6 cm Länge gedehnt). Sein langsames Zurückgehen wurde bis $4\frac{1}{4}$ Monate nach dem Schlüpfen beobachtet. Auf die Resorptionsdauer haben äussere Verhältnisse einen gewissen Einfluss. Wir beobachteten an Tieren verschiedener Herkunft und verschiedener Varietäten Unterschiede in der Rückbildungsgeschwindigkeit des Dottersackes, ebenso verschieden rasches Wachstum der Tiere. Von ganz besonderer Wichtigkeit für die Dauer des Abbaues des Dottersackes ist die von aussen zugeführte Nahrungsmenge. Grössere, längere und dickere Tiere einer besonders häufig gefütterten Gruppe wiesen auch einen verhältnismässig grösseren Dottersack auf.

Unter den inneren Dottersackverbindungen liess sich in der ersten Abbauphase eine zum Harnblasenzapfen reichende beobachten und gleichzeitig eine, die zum Darmmesenterium führte. Mit dem Fortschreiten der Resorption ist die Harnblasenzapfen-Verbindung schwieriger zu finden; so war z. B. an einem Objekt 38 Tage nach dem Schlüpfen die Verbindung zum Harnblasenzapfen noch deutlich zu sehen, liess sich hingegen 2 Monate und 3 Tage nach dem Schlüpfen nicht mehr beobachten.

Der Dottersack nimmt an Volumen ständig ab. Drei Monate nach dem Schlüpfen stellt er ein gestrecktes, diffuses Gebilde dar, noch immer über 2 cm lang. $4\frac{1}{4}$ Monate nach dem Schlüpfen sahen wir einen Dottersackrest von nur noch 3 mm Länge, der ungefähr 2,3 cm unterhalb der Gallenblase lag.

Histologische Schnitte durch den Dottersack, an denen der Abbauvorgang verfolgt werden kann, zeigen, dass der Prozess nicht gleichmässig im ganzen Dottersack vor sich geht. Dies konnte 22 Tage, $3\frac{1}{2}$ Monate und $4\frac{1}{4}$ Monate nach dem Schlüpfen beobachtet werden. Zuerst werden die vorspringenden Teile der Wandanhänge, die mittleren Dottersackpartien abgebaut. Daher waren im ersten Monat nach dem Schlüpfen gleichzeitig stark abgebaute und noch kompakte Stellen im Dottersack zu sehen.

Durch kontrastierende Verwendung von fettlösenden und fettkonservierenden Flüssigkeiten entstehen histologische Bilder, die uns ermöglichen, eine Abbaufolge zu rekonstruieren. Man kann z. B. mit einem osmiumsäurehaltigen Gemisch mehr als einen Monat nach dem Schlüpfen Zellgebiete sehen, die einheitliche Fettfärbung annahmen, ferner solche, wo am Rand und in der Mitte Löcher oder Einschnitte in der einheitlichen Färbung auftraten (Abb. 22). Einem vermutlich weiterfortgeschrittenen Vorgang entsprachen Zellen, in denen sich die leeren Stellen derart häuften, dass nur noch ein Geflecht von Umrissen einst vorhandener Dottereinschlüsse sichtbar wurde. Auch dieses Netz nimmt ab,

die Maschen werden grösser, und das Netz erstreckt sich nur noch über einen Teil der Zelle.



Abb. 22. Innerer Dottersack; 1 Monat nach dem Schlüpfen.

Resorption in den Zellen der Wandanhänge (ER) (Osmiumpräparat), Ed Endothel

Mehr als 3 Monate nach dem Schlüpfen bringt dieselbe Fixierung nur noch wenige kompakte Stellen in den äusseren Partien des Dottersackes zum Vorschein. Die meisten Dotterzellen zeigen imprägnierbare Maschen eines Netzes, die zum Teil den Umrissen einst vorhandener Dotterkugeln entsprechen, oder sie zeigen nur noch Stücke dieses Netzes. Die Bilder nach den HEIDENHAIN-Färbungen zeigen, dass die Destruktion auch den Kern erfasst, denn dieser hebt sich nicht mehr scharf hervor. An der Stelle des ehemaligen Kerns sehen wir in fortgeschrittenen Abbauphasen ein dichtes Geflecht plasmatischer Fäden. Die Kern-Nucleolen aber sind geblieben.

Nach unseren Beobachtungen scheint der Abbau durch chemische Umsetzungen zu erfolgen, die eine Zerlegung des Dotters in Tröpfchen mit sich bringen. Dies lässt an Angaben (KONOPACKA, 1933, GRODZINSKI, 1947) über bestimmte Phasen des histochemisch untersuchten Dotterabbaues beim Hühnchen denken. Bei CHAMPY-Fixierung + Osmierung und nachträglicher KULL-(NASSONOW)-Färbung sahen wir in den Zellen violette Tröpfchen mit oft deutlicher schwarzer Schale. Sie befanden sich nebeneinander am Rande der Dotterzellen oder in den Dotterkugeln, oft einen grossen Teil des Inhaltes bildend. Die Umgebung blieb der Färbung entsprechend hellbraun. Wahrscheinlich handelt es sich hier um Dottertröpfchen. Sie weisen keine fettartigen Substanzen auf.

Für den Fettnachweis am eingezogenen Dottersack verwendeten wir Osmiumsäure-Gemisch. Dabei ergab das FLEMMING-Gemisch oft ausgedehnte Schwärzungen. CHAMPY-Gemisch und Osmierung zeigten, dass

sich in einem grossen Teil der Entoblastzelle Fette nachweisen lassen; dagegen sind die deutlichen Umrissse der Dotterkugeln verschwunden. Diese Erscheinungen treffen auch für Dotterkugeln von anderer Zusammensetzung zu, nämlich für solche, die zur Hauptsache eiweissartige Substanzen enthalten.

Polysaccharide (Glykogen) konnten wir im eingezogenen Dottersack nachweisen. Wir bemerkten im Endothel der Blutkapillaren noch 2 Monate und 3 Tage nach dem Schlüpfen Glykogen. Auch die Dotterkugeln wiesen im eingezogenen Dottersack (22 Tage nach dem Schlüpfen) hie und da Glykogen auf (Abb. 23). Dann fanden wir auch Spuren dieses Stoffes zwischen den Konturen der Entoblastzellen im Inneren des Dottersackes und stellenweise in der Dottersackwand.

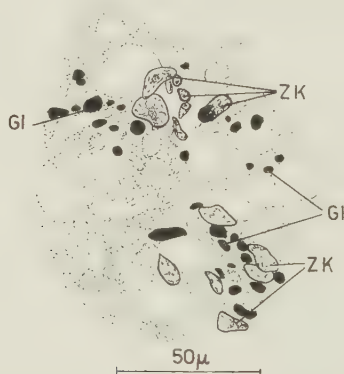


Abb. 23. Innerer Dottersack; 22 Tage nach dem Schlüpfen.
Glykogen-Nachweis (Gl schwarz) in den Zellen der Wandanhänge.

Im eingezogenen Dottersack finden wir weiterhin freie Blutzellen. Wir sehen sie kurz nach dem Schlüpfen, wie übrigens auch bereits vorher, zahlreich zwischen dem Entoblasten. Wir können auch im Entoblasten die leukocyitären Zellen feststellen. Ein Teil der farblosen Blutzellen zeigt deutlich grobe und feine Granula. Bei einer für andere Zwecke angewandten Imprägnation heben sich in weiter fortgeschrittenen Abbau-stadien des Dottersackes freie Blutzellen durch Granula, die sie aufweisen, vom Entoblasten ab.

Manche Objekte liessen in den Schnittbildern einen vom Dottersack zum Darm führenden Strang erkennen. Wir trennten und verarbeiteten auch diese Verbindung zum Darmmesenterium. Stellenweise sah es aus, als ob freie Zellen in den Strang gelangen würden. Wir beobachteten auch freie Zellen in der Verbindung zum Darmmesenterium selbst. Der erwähnte Strang, wie auch der benachbarte Teil des Dottersackes, bleiben

noch lange relativ kompakt im Vergleich zu anderen Dottersack-Regionen, in denen der Abbau weit fortgeschritten ist. Die Dichte wird zur Hauptsache durch den Gehalt an freien Zellen verursacht. Auch das Endothel der Blutgefässe bleibt noch lange kompakt.

Bei fortgeschrittenem Abbau ist es stellenweise schwierig, eine leukocytaire Zelle von einer kleinen Entoblastzelle zu unterscheiden; denn sämtliche Zellen sind durch den Abbauprozess verändert, und der Schnitt verläuft meist nicht in der Hauptebene der Dotterzelle. Stellenweise beobachten wir den Blutgefässen entlang Zellen mit grossem gelapptem Kern.

Wir fanden bereits stets grosse freie Blutzellen im Dottersack. Anderseits zeigen Schnittbilder in der Verbindung des eingezogenen Dottersackes mit dem Darm und in deren Nähe freie Zellen. Wir kommen so zur Vermutung, dass wir es bei all diesen Beobachtungen mit freien farblosen Blutzellen, vor allem mit Monocyten, zu tun haben. Es wären das wohl die vom Dottersack auswandernden Parablastzellen der älteren Literatur.

Das äussere zweischichtige Keimblatt, seine Bildungen.

Ovoviviparität-Tendenz.

Das äussere Keimblatt der embryonalen Anhangsorgane erweist sich an den meisten Objekten als deutlich zweischichtig (Abb. 24). Vor und um den Zeitpunkt der Ablage ist die äussere Schicht des Ektoblasten als ein zusammenhängendes hohes Epithel sichtbar. Die untere Schicht kann an einem ausgebreiteten Dottersack, deutlich von der ersten gesondert, zum Vorschein kommen. Sie kann aber auch als eine Formation stark abgeflachter Zellen unterhalb der ersten erscheinen, Manchmal greifen die Zellen der unteren Schicht keilförmig in die obere ein.

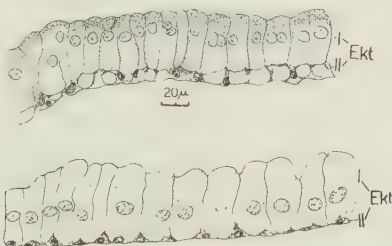


Abb. 24. Kurz vor der Eiablage.

Das äussere Keimblatt (Ekt) ist zweischichtig.

Die Zweischichtigkeit des äusseren Keimblattes haben wir sogar noch an einem Objekt mit bereits zusammenlaufenden Dotterspalt beobachtet können, was ein Alter von 3–4 Tagen nach der Eiablage bedeutet.

Das äussere Keimblatt ist nach der Eiablage in seinem Verlauf als Serosa mit der Allantois verbunden, in der abembryonalen Ei-Hälfte mit dem Dotterspalt.

Die äussere Schicht des Ectoblasten ist auffallend ausgeprägt.

In der Literatur wurde verschiedentlich auf die Zweischichtigkeit des äusseren Keimblattes hingewiesen. MEHNERT (1895) hat die Begriffe Teloderm (Grenzschicht) und Ektoderm eingeführt. Er stellte die Zweischichtigkeit bei *Emys* (*Chelonia*) fest, wobei er zum Schluss gelangt ist, dass die zweite Schicht, sein Ektoderm, das bleibende Epithel liefert.

SCHAUINSLAND (1903) hat die Zweischichtigkeit mit deutlicher Ausbildung der äusseren Schicht beim Chamäleon und bei *Sphenodon* gefunden und hält die grossen Ektoblastzellen der serösen Hülle für die Vorläufer des Chorionektoderms der Säuger.

FISK & TRIBE (1949) betonen die Zweischichtigkeit des Ektoderms bei *Sphenodon* und die starke Entwicklung der äusseren Schicht in nach aussen gerichteten Organen (Chorion). Die besonders starke Ausbildung der äusseren Schicht wird allerdings als spezifisch für *Sphenodon* dargestellt. Mehrere Autoren sprechen über ihre schützende Bedeutung.



Abb. 25. Unmittelbar vor der Eiablage.

Zotten des äusseren Keimblatts am abembryonalen Pol und Zellenansammlung in der Zone des Dottersackverschlusses (Za) und Plasma-Ansammlung des Dotters (PS).

Um die Zeit der Eiablage haben wir an mehreren Objekten abembryonal in den Schnittbildern eine ektodermale Zellenansammlung feststellen können, die oft Kuppelform annimmt, und die Ausbuchtungen aufweist, welche von einer Plasmaanhäufung umgeben sind. Ein anfangs Juli dem Muttertier entnommenes Ei zeigt die Bildung im Zusammenhang mit dem Ektoblastverschluss (Abb. 25, 26). Wir konnten an ihm das Hineingreifen des an dieser Stelle teilweise verdickten und verviel-

fachten äusseren Keimblattes in das Eiinnere sehen. Der Ektoblast brachte auch hier einige ganz deutliche flache Zotten zur Ausbildung.



Abb. 26. Unmittelbar vor der Eiablage.

Zotten des äusseren Keimblatts (äKZ) am abembryonalen Pol.

HRABOWSKI (1926) beschreibt den Verschluss des Ektoblasten am Dottersack der Eidechse und nennt das dabei entstehende Gebilde «Dotterlochsäckchen». VIRCHOW (1892) spricht von einem «Polster» bei der Eidechse und vermutet, dass seine Entstehung mit der durch den vorwachsenden Ektoblast vorgeschobenen Zellenansammlung und dem Plasma zusammenhänge.

Wir konnten bei *Natrix* noch Reste dieser abembryonalen Zellansammlungen 12 Tage nach der Eiablage und sogar zwei Tage vor dem Schlüpfen beobachten.

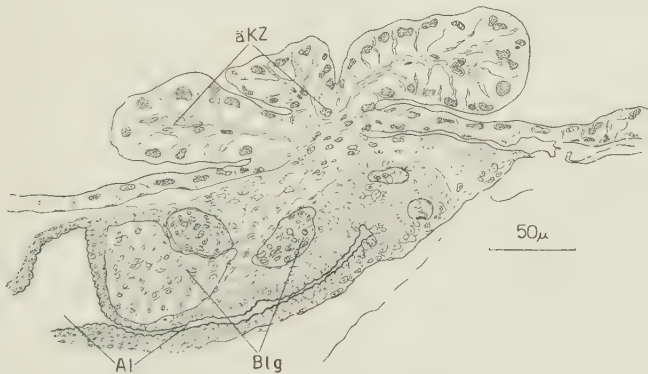


Abb. 27. Vor der Eiablage.

Auswüchse des äusseren Keimblatts (äKZ) am abembryonalen Pol in der Zone der Allantois.

Als ein Art Gegenstück zu den abembryonalen flachen Zotten fanden wir an einem in der zweiten Juli-Woche entnommenen Ei in der embryonalen Eihälfte in der Allantois-Nähe eine im Querschnitt dreifache Schleife, die durch den Ektoblast gebildet war (Abb. 27). Leider blieb dies ein

Einzelfall. Die Zellen der Schleife waren im Vergleich zu dem umgebenden Serosa-Epithel stark vergrössert, die Zellkerne deutlich sichtbar. Ausser den grossen, hohen Zellen sahen wir auch ein in die Schleife hineinreichendes schmales Blatt, das der zweiten Schicht des äusseren Keimblattes entsprechen dürfte.

An den beiden gegenüberliegenden Stellen, die solche Zottenbildung aufweisen, kann bei manchen Reptilien eine Placenta zur Ausbildung gelangen – eine allantoide Placenta in der embryonalen Partie, eine omphaloide am Dottersack.

Die hier beschriebenen Strukturen und die Beobachtungen über Zeileinschlüsse in der Allantois fordern eine Auseinandersetzung mit den Placentationsproblemen.

Bei den Reptilien ist eine Tendenz zur Ovoviviparität verbreitet. Langes Zurückhalten des Eies mit dem Embryo ist in unserer Fauna bei der Kreuzotter, der Blindschleiche und der lebendiggebärenden Eidechse (*Lacerta vivipara*) sehr ausgeprägt. Die Blindschleiche z. B. legt ihren Embryo in einem Häutchen ab, das vom jungen Tier ohne Mühe mit seiner Schnauze durchrissen wird.

ROLLINAT (1904) stellte eine Beziehung zwischen der Dauer des Zurückhaltens der Brut und der Ausbildung des Eizahnes fest. Der Eizahn der Reptilien ist ein richtiger Zahn von der Grösse einiger Zehntelmillimeter, doch hat er eine besondere Lage und ist nach aussen gerichtet. – Bei der Ringelnatter dauert es 10–12 Tage, bis der Eizahn ausfällt, bei der Schlingnatter 3–7 Tage; bei der Blindschleiche ist der Zahn rudimentär und steht nicht vor: bei der Viper (*Vipera aspis*) ist nur eine vorübergehende Protuberanz zu beobachten, der Eizahn bricht jedoch nicht durch.

Am Dotterorgan von Eidechsen beschreibt HRABOWSKI (1926) Zotten, die der Ektoblast nach aussen vom «Dotterlochsäckchen» bildet. Besonders stark sind sie bei *Lacerta vivipara* ausgeprägt. Als Einzelfall wird eine Verdickung an der Amnion-Serosa-Naht beschrieben, welche die Autorin als Placentationstendenz auffasst. JACOBI (1936) schliesst aus Untersuchungen an Eileitern von *Lacerta agilis*, *L. vivipara* und *Anguis fragilis*, dass die Ovoviviparie bei der lebendiggebärenden Eidechse phylogenetisch jünger ist als die der Blindschleiche. PETER (1935) beschreibt eine starke Verdickung am Amnion oberhalb des Embryos beim Chamäleon. Er vermutete in diesem Amnionwulst eine hormonale oder andere Förderung des Keimaufbaues. Vermutlich ist dies ebenfalls eine Verdickung der Amnion-Serosa-Naht. TEN CATE-HOEDEMAKER (1933) schreibt in der Analyse beider Placentaformen von *Seps chalcides* der Ektoblastverdickung am Dottersack eine exkretorische Bedeutung zu. WEEKES' (1935) Angaben über die Placentation bei Reptilien berücksichtigen hauptsächlich australische Formen. Als Vertreter mit richtiger

Placenta kennen wir bei den Wühleichen (*Scincidae*) verschiedene Arten der Gattungen *Lygosoma*, *Egernia*, *Tiliqua* und *Chalcides*, bei den Schlangen *Denisonia superba* und *Denisonia suta*. Es kann sich bei ihnen eine Allantoplacenta und eine Omphaloplacenta ausbilden. Verschiedene Wege führen zur Placenta-Ausbildung: a) Rückbildung der mütterlichen und embryonalen Epithelien, was zu einer Annäherung der Blutgefäßsysteme beider führt, b) mütterlicherseits Ausbildung von Falten mit Blutkapillaren, in deren Vertiefungen sich drüsiges Gewebe findet, c) Ausbildung von ovalen Flächen am mütterlichen Uterus wie bei b), die auf entsprechende Flächen am fötalen Chorion stossen. WEEKES (1935) nennt als mögliche Funktionen der Placenta unter Berücksichtigung ihrer Position und des Dottergehaltes des Eies zur Zeit der Ovulation: 1. Ernährung, 2. Wasserversorgung, 3. Atmung.

Für einige Gattungen viviparer Reptilien liegen Angaben vor über die Entwicklung des Corpus luteum im Ovar und über die Beziehung der Existenzdauer des Corpus luteum zur Trächtigkeit. Das ausgebildete Corpus luteum gleicht demjenigen der Säuger. Beobachtungen in dieser Richtung machte RAHN (1939) an nordamerikanischen Schlangen der Gattungen *Storeria*, *Potamophis*, *Thamnophis* und *Natrix*. (Er beschreibt eine Dottersackplacenta und bei *Storeria* eine primitive Allantoplacenta). Nach FRAENKEL & MARTINS (1938) weisen südamerikanische vivipare Crotaliden Gebilde im Ovar auf, die dem gelben Körper der Säuger sehr ähnlich sind. Wir dürfen vermuten, dass die Entwicklung des Corpus luteum mit dem Zurückhalten des Embryos, mit der Placentation, zusammenhängt.

In den Zusammenstellungen der australischen viviparen Formen von WEEKES (1935) sind diese Angaben noch nicht berücksichtigt. WEEKES (1934) stellte auch die Entwicklung des Corpus luteum und sein Fortbestehen über die Zeit der Trächtigkeit hinaus bei viviparen Eidechsen der Gattung *Lygosoma* fest. Sie vergleicht diese Befunde mit denen bei einer oviparen Eidechse, *Amphibolurus muricatus*, die zweimal im Jahr (Anfang Dezember und Ende Januar) Eier legt.

Überlegen wir uns die Bedeutung der Ektoblastbildungen bei der Ringelnatter, so erscheint uns die Annahme, dass die Placenta als Wasserversorger funktioniere (2. Möglichkeit nach WEEKES) besonders nahelegend, da das Ringelnatterei noch lange nach der Eiablage, wahrscheinlich während der gesamten Bebrütungszeit, auf Feuchtigkeit angewiesen ist. Die Vermutung, dass den Ektoblastbildungen abembryonal, analog der Deutung von TEN CATE-HOEDEMAKER (1933) für *Seps chalcides*, exkretorische Bedeutung zukomme, ist kaum fundiert.

Neben der Auffassung, dass die bei der Ringelnatter beschriebenen Ektoblastbildungen eine funktionelle Bedeutung haben, lässt sich aber auch der Standpunkt vertreten, dass es sich um funktionslose Organe

handelt, die, als Beginn einer Entwicklung, im Laufe des evolutiven Geschehens zu funktionstüchtigen Placenten viviparer Reptilien führen könnten, die also eine «Präadaptation» im Sinne von L. CUENOT darstellen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Während der «Bebrütungszeit der Ringelnatter» umhüllt der Dottersack allseitig den Embryo und dessen Amnion.

2. Einige Tage vor bis wenige Tage nach der Eiablage befindet sich im Dottersack innerhalb der epithelartig ausdifferenzierten Keimblätter eine Schicht freier Zellen, untermischt mit Dotterkugeln.

3. Zwei Tage nach der Eiablage beginnt die Einfaltung des inneren Keimblattes, d. h. seines als Epithelschicht ausgebildeten Teiles. Die sich bildenden Falten oder «Dottersack-Wandanhänge», für deren Aufbau auch die freien Dotterzellen verwendet werden, entwickeln sich zu bedeutenden Strukturen, in welche die freien Dotterkugeln eingeschlossen werden. Die Wandanhänge des äusseren Dottersackes, zusammen mit denjenigen, die sich an der inneren, gegenüberliegenden Wand, dem Amnion entlang bilden, füllen bis zum Moment des Schlüpfens den gesamten Dottersack aus.

4. Im inneren Keimblatt entsteht der Dotterspalt. Er wird von Zellen gebildet, die vom Ringwall auswandern, von derjenigen Stelle, an der das verdickte innere und das auslaufende mittlere Keimblatt eng aneinanderliegen. Der Dotterspalt dehnt sich in der abembryonalen Eihälfte weit aus. Drei Tage nach der Eiablage treffen seine Enden abembryonal zusammen.

5. Während des Wachstums der Allantois entsteht eine Verbindung zwischen ihr und dem Dottersack. An der Stelle, wo das Dotterspalt-system beginnt, breitet sich der periphere Rand der Allantois der innern Dotterspaltwand entlang aus.

6. Beim Vorgehen mit Sudan III und Osmiumsäure-Gemischen reagiert ein Teil der Dotterkugeln (freie und eingeschlossene) wie Fett und ein Teil wie Eiweisssubstanzen (DELAFIELD, Hämatoxylin violettblau; spezifische KULL'NASSONOW-Färbung hellbraun). Auch von den kleinen Elementen, die ausser den Dotterkugeln im Dotter vorhanden sind, verhalten sich die einen wie Fett und die anderen wie Eiweiss.

7. In den Dotterzellen mit noch intakten Dotterkugeln befinden sich zwischen den Kugeln kleine Dotterelemente, die sich nicht wie Fett verhalten, sowie zahlreiche Fettkügelchen. Es ist möglich, dass zwischen den Dotterkugeln auch imprägnierbare Zellstrukturen vorkommen.

8. Das Endothel der Blutgefässe weist reichlich Glykogen auf. Bei Verwendung von Osmiumsäure-Gemischen sind im Endothel stark licht-

brechende Tröpfchen, oft mit einer schwärzbaren Schale, ähnlich wie sie der Dotter aufweist, sichtbar. Die im Endothel nachgewiesenen Bestandteile bestätigen die Beteiligung der Blutgefäße an der Dotterresorption.

9. Die Allantois und die Serosa weisen reichlich Glykogen auf. Ebenso enthält das Endothel der Allantoisgefäße, wie das der Dottersackgefäße, Glykogen. Auch Fett liess sich in der Allantois und in der Serosa finden.

10. Der Dottersack der Ringelnatter weist reichlich freie, farblose Blutzellen auf, denen man ihrem gesamten Verhalten nach eine wichtige Funktion für den Dotterabbau zuschreiben muss. Es sind Leukocyten, einerseits solche, die Granula mit einem stark lichtbrechenden Stoff aufweisen, anderseits sehr zahlreiche Monocyten.

Das blutbildende Bindegewebe in der oberflächlichen Dottersackpartie zeigt bei Fixierung Champy und nachträglicher Osmierung imprägnierbare, möglicherweise GOLGI'sche Strukturen.

11. Die Rückbildung des Dottersackes in der Leibeshöhle des Jungtieres wurde bis zur makroskopisch abgeschlossenen Resorption, bis $4\frac{1}{4}$ Monate nach dem Schlüpfen verfolgt. Die histologischen Beobachtungen, auch mit Fett enthaltenden Methoden, ergaben Bilder von degenerierenden Entoblastzellen. Histochemische Färbungen zeigen, dass der Abbau über chemische Umsetzungen führt, die eine Zerlegung des Dotters in Tröpfchen mit sich bringen.

Freie Blutzellen findet man auch noch im eingezogenen Dottersack. Manches weist darauf hin, dass die in der älteren Literatur als auswandernder Parablast bezeichneten Zellen den freien farblosen Blutzellen entsprechen.

12. Der Ektoblast der Ringelnatter ist zweischichtig. An der ursprünglichen Serosa ist die äussere Schicht stark entwickelt. Wir fanden aus Ovoviviparität-Tendenz deutende Ektoblastbildungen abembryonal und an einem Objekt embryonalwärts in Allantois-Nähe.

13. Die an der Allantois und Serosa gemachten Beobachtungen über Zelleinschlüsse, möglicherweise auch Stoffwechselprozesse, sind für die Plazentationsprobleme von Wichtigkeit. Sie zeigen mögliche Vorstadien für eine intensivere Beziehung des Eies zum Mutterkörper und damit gewisse Ähnlichkeiten zum Chorion der Säuger.

LITERATURVERZEICHNIS

- BERSCH, K. (1893): *Die Rückbildung des Dottersackes bei Lacerta agilis*. Anat. Hefte 2, 1. Abh. 1./7. p. 475-503.
- COHN, L. (1906): *Über die Resorption des Dotterrestes bei Anguis fragilis L.* Zool. Anz. 30, p. 429-440.
- DANTSCHAKOFF, V. (1908): *Untersuchungen über die Entwicklung des Blutes und Bindegewebes bei Vögeln. I. Die erste Entstehung der Blutzellen beim Hühnerembryo und der Dottersack als blutbildendes Organ*. Anat. Hefte 37, p. 471-589.

- DANTSCHAKOFF, V. (1916): *Über die Entwicklung des Blutes in den Blutbildungsorganen (Area vasculosa, Dottersackanhänge, Knochenmark, Thymus, Milz und lockeres Bindegewebe) bei Tropidonotus natrix*. Arch. mikr. Anat. 87.
- DUBUISSON (1906): *Contribution à l'étude du vitellus*. Arch. zool. exp. gén. 5.
- FISK, A. & TRIBE, M. (1949): *Development of the Amnion and Chorion of Reptiles*. Proc. zool. Soc. London 119, May 1949, p. 89–114.
- FLYNN, T. TH. (1923): *On the occurrence of the true Allanto-placenta of the conjoint type in an Australian Lizard*. Rec. Austral. Mus. 14, p. 72–77.
- FRAENKEL, L. & MARTINS, TH. (1938): *Sur le corps jaune des Serpents vivipares*. CR. Soc. Biol. Paris, 127, p. 466–468.
- GIACOMINI (1891): *Matériaux pour l'étude du développement du Seps chalcides*. Arch. ital. Biol., 16, p. 332–359.
- GRODZINSKI, Z. (1939): *Zur Morphologie des Hühnereidotter unter normalen und experimentellen Bedingungen*. Bull. intern. Ac. Polon. B II, 8–10, p. 317–355.
- (1947): *The digestion of the yolk of the hen's egg*. Bull. intern. Ac. Polon. (Jan.–Dez. 1946), p. 169–194.
- (1947): *Influence of the increase in the osmotic pressure upon the white yolk spheres of the hen's egg*. (Jan.–Dez. 1946) p. 87–97.
- GROSSER, O. (1943): *Gastrulation und Primitivstreifenbildung bei der Ringelnatter*. Abh. Deutsch. Akad. Wiss. Prag. math.-nat., 10.
- HAACKE, W. (1885): *Über eine neue Art uterinaler Brutpflege bei Reptilien*. Zool. Anz. 8, p. 435–439.
- HAMILTON, W. J., BOYD, J. D., MOSSMAN, A. W. (1952): *Human Embryology*. Cambridge, Heffer & Sons limited. Sec. Edition 1952.
- HETT, J. (1924): *Das Corpus luteum der Zauneidechse (Lacerta agilis)*. Z. mikr. anat. Forsch., 1, p. 41–84.
- VESSRABOWSKI, H. (1926): *Das Dotterorgan der Eidechsen*. Z. wiss. Zool., 128, p. 305–382.
- JACOBI, L. (1936): *Ovoviviparie bei einheimischen Eidechsen. Vergleichende Untersuchungen an den Eiern und am Oviduct von Lacerta agilis, Lacerta vivipara und Anguis fragilis*. Z. wiss. Zool., 148, p. 401–464.
- KOLLMANN, J. (1884): *Intracelluläre Verdauung in der Keimhaut von Wirbeltieren*. Rev. zool. Suisse, 1, p. 259–289.
- KONOPACKA, B. (1933): *Etude microchimique du comportement de la graisse dans le processus de formation du vitellus et dans le développement de l'embryon de poule*. Arch. Biol., 44, p. 251–305.
- LEDERER, G. (1950): *Natrix maura, Die Vipernatter*. Zool. Garten Frankfurt, 16, Heft 3/4.
- MARZA, V., CHIOSA, L. & FELDMAN, N. (1930): *Variations histo-chimiques du globule vitellin. Facteurs exogènes intervenant dans les stratifications du vitellus*. CR. Soc. Biol. Paris, 104, p. 224–226.
- MEHNERT, E. (1895): *Über Entwicklung, Bau und Funktion des Amnion und Amnion-ganges nach Untersuchungen an Emys lutaria taurica MARSILII*. Morphol. Arb., 4, p. 207–274.
- MITSUOKURI, K. (1891): *On the foetal membrans of Chelonia*. J. Fac. Sci. Tokyo, 4, p. 1–53.
- PATTEN, M. & BRADLEY (1951): *Early embryology of the chick*. Philadelphia-Toronto 1951.
- PETER, K. (1904): *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse, Lacerta agilis*. Gust. Fischer, Jena.
- (1922): *Betrachtungen über die Furchung und die Dotterverarbeitung bei den Wirbeltieren*. Z. Anat. Entw. gesch., 63, p. 494–538.

- PETER, K. (1935): *Die innere Entwicklung des Chamäleons nach der Furchung bis zum Durchbruch des Urdarms*. Z. Anat., 104.
- (1947): *Grundlagen einer funktionellen Embryologie*. Bios-Barth-Verlag, Leipzig.
- PFUHL, W. (1937): *Die Speicherung von Trypanblau in Golgi-Substanz in glatten und gestreiften Muskelfasern*. Z. Zellforsch. mikr. anat., 26, p. 565–577.
- PHISALIX & CHARBONNEL-SALLE (1886): *De l'évolution postembryonnaire du sac vitellin des oiseaux*. CR. Soc. Ac. Sc. Paris, 102, p. 1496–1498.
- PORTMANN, A. (1935): *Über den Wasserhaushalt und die Schalenstruktur des Ringelnattereies*. Rev. Suisse Zool., 42, p. 13.
- RAHN, H. (1939): *Structure and function of placenta and corpus luteum in viviparus snakes*. Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. 40, p. 381–382.
- REMOTTI, E. (1927): *Ricerche fisio-morfologiche sul sacco vitellino del pollo*. Ric. Morfol., 7, p. 199–232.
- (1933): *Il sacco vitellino degli ucelli in condizione di persistenza sperimentale*. Ric. Morfol. 12.
- ROLLINAT, R. (1905): *Observations sur la tendance vers l'ovoviviparité chez quelques Sauriens et Ophidiens de la France centrale*. Mem. Soc. zool. France, 17, p. 30–41.
- ROMANOFF & ROMANOFF (1949): *The avian egg*. Wiley, New York.
- SCHAPER, A. (1903): *Über die Fähigkeit des fertigen Dottersackepithels, geformte Dotterelemente in sich aufzunehmen*. Anat. Anz. 22.
- SCHAUINSLAND, H. (1903): *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere, I, II, III*. Zoologica, 16, p. 1–168.
- SLUITER, J. W. (1940): *Die Cytologie des Hühnereies während der ersten Phasen der Oogenese. I. Die extrafollikuläre Periode. II Die intrafollikuläre Periode*. Protoplasma, 34, p. 393–430, 431–468.
- STRAHL, H. (1887): *Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechse*. Z. wiss. Zool. 45, p. 282–307.
- (1892): *Die Rückbildungserscheinungen am Dottersack der Eidechse*. SB. Ges. Naturw. Marburg 1892.
- (1894): *Über Dottersackreste bei Reptilien*. Anat. Hefte, 3, 1. Abt., p. 521–526.
- TEN-CATE-HOEDEMAKER, N. J. (1933): *Beiträge zur Kenntnis der Placentation bei Haien und Reptilien. Der Bau der freien Placenta von Mustelus laevis RISSO und Seps chalcides MERK.* Z. Zellf. mikr. Anat. 18, p. 299–345.
- THOMAS, J. A. (1938): *Recherches sur les transformations, la multiplication et la spécificité des cellules hors de l'organisme. La cellule vitelline. Les cellules du type fibrocyte et du type histiocyte*. Ann. Sci. nat. Zool., 1, p. 209–579.
- UNDRITZ, E. (1950): *Die regionären Monocyten der Bluthörperchenreihen*. Folia Haematol., 70, p. 32–42.
- *Hämatologische Tafeln*, Sandoz, Basel.
- VIRCHOW, H. (1875): *Über das Epithel des Dottersackes*. Diss. Berlin 1875.
- (1891): *Der Dottersack des Hühnes*. Int. Beitr. wiss. Med., 1.
- (1892): *Das Dotterorgan der Wirbeltiere I*. Z. wiss. Zool., 53, Suppl. p. 161–206.
- *Das Dotterorgan der Wirbeltiere II*. Arch. mikr. Anat., 40, p. 39–101.
- VOELTZKOW, A. (1902): *Keimblätter, Dottersack und erste Anlage des Blutes und der Gefäße*. Beitr. z. Entw. gesch. d. Rept., IV. Abh., Senckenberg. naturf. Ges., 26.
- WEEKES, H. Cl. (1929): *On Placentation in Reptiles*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 54, p. 34–60.
- (1933): *On the distribution habitat and reproductive habitus of certain European and Australian Snakes and Lizards with particular regard to their adaptation of viviparity*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 58, p. 270–274.

- WEEKES, H. Cl. (1934): *The corpus luteum in certain oviparous and viviparous Reptiles*. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, 59.
- (1935): *A review of placentation among Reptiles with particular regard to the function and evolution of the placenta*. Proc. Zool. Soc. London, Part 3, p. 625-645.
- ZINKERNAGEL, R.: *Embryologische Untersuchungen an Tropidonotus natrix*. (Oberlehrerarbeit in Basel).
- (1939): *Der Purinquotient von Ringelnatterembryonen*. Biochem. Zeitschr., 301, p. 321-327.

Manuskript eingegangen am 15. März 1960

Curriculum vitae

Ich, RACHEL (RUCHLA) CWILICH, bin als Tochter des Handwerkers KALMAN CWILICH und seiner Gattin DEBORA, geb. SZUMACHER, am 1. Mai 1920 in Łódź (Polen) geboren. (Meine Eltern wie auch mein Bruder sind im Zweiten Weltkrieg als Opfer der deutschen Besetzung umgekommen.)

In Łódź habe ich in den Jahren 1927–1933 die elementare Volksschule und dann von 1933–1939 das Gymnasium und Lyzeum (naturwissenschaftlicher Typus) von Maria Hochstein besucht. Das Abitur habe ich an dieser Schule im Mai 1939 bestanden.

Seit 1945 bin ich an der Universität Basel immatrikuliert. Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Übungen folgender Herren Professoren und Dozenten: P. BUCHNER, H. ERLNMEYER, R. FLATT, M. GEIGER-HUBER, R. GEIGY, E. HANDSCHIN, H. HEDIGER, P. HUBER, K. JASPERS, M. LÜSCHER, H. MENG, E. MIESCHER, H. MISLIN, H. NÜESCH, A. PORTMANN, T. REICHSTEIN, G. SENN, O. SCHÜEPP, W. VISCHER, R. WIZINGER, A. ZELLER, H. ZICKENDRAHT.

Die vorliegende Dissertation entstand unter der Leitung von Herrn Prof. A. PORTMANN.

